Item 1

Synopsis FAO sur les pêches, N° 80
(Distribution restreinte)

FIRI/S80 (Fr)
SAST – *Anguilla anguilla* – 1,43(02),002,01

French only
English = op

LIBRARY
JUN 17 1976
FISH & WILDLIFE SERVICE

EXPOSÉ SYNOPTIQUE DES DONNÉES BIOLOGIQUES SUR L'ANGUILLE

Anguilla anguilla **(Linnaeus) 1758**

LIBRARY
NATIONAL MARINE FISHERIES SERVICE
HONOLULU LABORATORY
P. O. BOX 3830
HONOLULU, HAWAII 96812

ORGANISATION DES NATIONS UNIES POUR L'ALIMENTATION ET L'AGRICULTURE
ROME, 1973

DOCUMENTS OF THE FISHERY RESOURCES DIVISION OF FAO DEPARTMENT OF FISHERIES

Documents which are not official FAO publications are issued in several series. They are given a restricted distribution and this fact should be indicated if they are cited. Most of them are prepared as working papers for meetings, or are summaries of information for use of Member Governments, organizations, and specialists concerned. These series are the following:

FAO Fisheries Report **FIR /R (No.)**
FAO Rapports sur les pêches
FAO Informes de pesca

Special groups of synopsis are identified by symbols followed by classification numbers based on indexed code of "ASFA":

SAST Data concerning certain species and fish stocks

MAST Information on methods and subjects

OT Oceanographic data

IT Limnological data

and

CART Information concerning fisheries and resources of certain countries and regions (FID/S)

FAO Fisheries Technical Paper **FIR /T (No.)**
Documents techniques FAO sur les pêches
Documentos técnicos de la FAO sobre la pesca

Special groups of Technical Papers are identified by:

RE Indexed lists of experts and institutions drawn from Registers maintained by the Fishery Resources Division

CB Lists of periodicals, special sections of "Aquatic Sciences and Fisheries Abstracts (ASFA)," special bibliographies and papers concerning documentation problems

MFS Provisional editions of "FAO Manuals in Fisheries Science"

WAFR Provisional reviews of fisheries resources and their level of exploitation, by regions or by species groups, within the World Appraisal of Fishery Resources system

Some documents also have another identification, if, for example, they have been contributed to a meeting for which papers have been numbered according to another system.

DOCUMENTS DE LA DIVISION DES RESSOURCES HALIEUTIQUES DU DÉPARTEMENT DES PÊCHES DE LA FAO

Des documents qui ne figurent pas parmi les publications officielles de la FAO sont publiés dans diverses séries. Ils font seulement l'objet d'une distribution restreinte, aussi convient-il de le préciser lorsque ces documents sont cités. Il s'agit le plus souvent de documents de travail préparés pour des réunions, ou de résumés d'information à l'intention des gouvernements des pays membres, ainsi que des organisations et spécialistes intéressés. Ces séries sont les suivantes:

FAO Fisheries Circular **FIR /C (No.)**
FAO, Circulaire des pêches
Circular de Pesca de la FAO

Des catégories spéciales de synopsis sont identifiées à l'aide de symboles suivis des chiffres de classification basés sur le code d'indexation de la «ASFA»:

SAST Données sur certaines espèces et populations de poissons

MAST Renseignements sur des méthodes et des sujets

OT Données océanographiques

IT Données limnologiques

et

CART Renseignements sur les pêcheries et les ressources de certains pays et régions (FID/S)

Des catégories spéciales de documents techniques sont identifiées à l'aide des symboles suivants:

RE Listes indexées d'experts et institutions tirées des registres tenus à jour par la Division des ressources halieutiques

CB Listes de périodiques, des sections spéciales de la «Aquatic Sciences and Fisheries Abstracts (ASFA)», des bibliographies particulières et des articles sur les problèmes de documentation

MFS Editions provisoires des «Manuels FAO de science halieutique»

WAFR Synthèses provisoires des ressources halieutiques et leur niveau d'exploitation, préparées, par régions ou groupes d'espèces, dans le cadre du Programme mondial pour l'évaluation des ressources halieutiques

Certains documents portent parfois d'autres numéros d'identification, par exemple s'ils ont été préparés pour une réunion dont les documents ont été marqués à l'aide d'un autre système.

DOCUMENTOS DE LA DIRECCION DE RECURSOS PESQUEROS DEL DEPARTAMENTO DE PESCA DE LA FAO

Esta Dirección publica varias series de documentos que no pueden considerarse como publicaciones oficiales de la FAO. Todos ellos tienen distribución limitada, circunstancia que debe indicarse en el caso de ser citados. La mayoría de los títulos que figuran en dichas series son documentos de trabajo preparados para reuniones o resúmenes de información destinados a los estados miembros, organizaciones y especialistas interesados. Estas series son las siguientes:

FAO Fisheries Synopsis **FIR /S (No.)**
Synopsis FAO sur les pêches
Sinopsis FAO sobre la pesca

Grupos especiales de sinopsis se distinguen con las siglas siguientes, seguidas por números de clasificación que se basan en las claves de los índices de la «ASFA»:

SAST Datos relativos a ciertas especies y poblaciones

MAST Sinopsis sobre métodos y materias

OT Sinopsis sobre oceanografía

IT Sinopsis sobre limnología

y

CART Información sobre los recursos acuáticos vivos de algunos países y regiones (FID/S)

Grupos especiales de documentos técnicos se identifican por las siglas siguientes:

RE Listas índices de expertos y de instituciones tomadas de los registros que se llevan en la Dirección de Recursos Pesqueros

CB Listas de periódicos, secciones especiales de la «Aquatic Sciences and Fisheries Abstracts (ASFA)», bibliografías especiales y trabajos relativos a los problemas de documentación

MFS Ediciones provisionales de los «Manuales de la FAO de Ciencias Pesqueras»

WAFR Reseñas provisionales de los recursos pesqueros y de su estado actual de explotación, por regiones o por grupos de especies, en el marco del sistema mundial para la evaluación de los recursos pesqueros

Algunos documentos tienen también otra identificación si, por ejemplo, son contribuciones a una reunión cuyos documentos han sido marcados con arreglo a otros sistemas.

Synopsis FAO sur les pêches, No. 80
(Distribution restreinte)

FIRI/S80 (Fr)
SAST - Anguilla anguilla - 1,43(02),002,01

EXPOSE SYNOPTIQUE DES DONNEES BIOLOGIQUES SUR L'ANGUILLE

Anguilla anguilla (Linnaeus) 1758

préparé par

C.L. Deelder
Netherlands Institute for Fishery Investigations

traduit de l'anglais par

P. Lamarque
Station d'Hydrobiologie
B.P. 79, 64200 Biarritz, France

ORGANISATION DES NATIONS UNIES POUR L'ALIMENTATION ET L'AGRICULTURE
Rome, juin 1973

PREPARATION DE CETTE ETUDE SYNOPTIQUE

L'étude synoptique des données biologiques sur l'anguille a été préparée en 1970 sur la demande de la Commission européenne consultative pour les pêches dans les eaux intérieures. A la suite de nombreuses demandes de cette étude en langue française, la traduction en a été faite gracieusement par M. Lamarque (France), auquel l'auteur et la CECPI expriment leur vive gratitude.

Distribution:

Département des pêches de la FAO
Fonctionnaires régionaux des pêches de la FAO
Conseils et Commissions régionaux des pêches
Experts désignés
Auteur
Traducteur
Selector EI/F seulement

Référence bibliographique:

Deelder, C.L. (P. Lamarque, Transl.) (1973)
Synop.FAO Pêches, (80):pag.var.
Exposé synoptique des données biologiques sur l'anguille, Anguilla anguilla (Linnaeus) 1758
(Synopsis of biological data on the eel, Anguilla anguilla (Linnaeus) 1758)

ANW, ANE, ASE; Europe, North Africa. Nomenclature. Taxonomy. Morphology. Distribution. Bionomics. Population structure and abundance. Population dynamics. Exploitation. Protection and management. Pond fish culture.

TABLE DES MATIERES

		Page N°
1	IDENTITE	1:1
1.1	Nomenclature	1
1.11	Nom spécifique valable	1
1.12	Synonymie objective	1
1.2	Taxonomie	1
1.21	Affinités	1
1.22	Statut taxonomique	5
1.23	Sous-espèces	5
1.24	Noms communs courants, noms vernaculaires	5
1.3	Morphologie	5
1.31	Morphologie externe	5
1.32	Cytomorphologie	8
1.33	Spécifité protéique	8
2	REPARTITION	2:1
2.1	Aire totale	1
2.2	Distribution différentielle	1
2.21	Frai, larves et juvéniles	1
2.22	Adultes	1
2.3	Causes déterminantes des différentes distributions	1
2.4	Hybridation	1
2.41	Hybrides*	
2.42	Influence de l'hybridation naturelle sur l'écologie et la morphologie*	
3	BIONOMIE ET HISTOIRE DE LA VIE	3:1
3.1	Reproduction	1
3.11	Sexualité	1
3.12	Maturité	1
3.13	Appariement	1
3.14	Fécondation	1
3.15	Gonades	2
3.16	Fraie	2
3.17	Frai	2
3.2	Phase pré-adulte	2
3.21	Phase embryonnaire	2
3.22	Phase larvaire	2
3.23	Phase adolescente. Civelles	2

* Comme aucune information n'est parvenue à l'auteur sur ces sujets, ils ont été supprimés du texte

		Page N°
3.3	Phase adulte	3: 1
3.31	Longévité	3
3.32	Résistance	3
3.33	Compétiteurs	3
3.34	Prédateurs	4
3.35	Parasites, maladies, blessures et anomalies	4
3.4	Nourriture et croissance	5
3.41	Alimentation	5
3.42	Nourriture	6
3.43	Taux de croissance	6
3.44	Métabolisme	10
3.5	Comportement	11
3.51	Migrations et déplacements locaux	11
3.52	Vie en groupe	44
3.53	Réponses aux stimulus	44
4	POPULATION	4: 1
4.1	Structure	1
4.11	Sex ratio	1
4.12	Composition en âges	1
4.13	Composition en tailles	1
4.2	Abondance et densité	1
4.21	Abondance moyenne*	
4.22	Variations dans l'abondance*	
4.23	Densité moyenne*	
4.24	Variations dans la densité*	
4.3	Natalité et recrutement	1
4.31	Taux de reproduction*	
4.32	Facteurs influençant la reproduction*	
4.33	Recrutement*	
4.4	Mortalité et morbidité	1
4.41	Taux de mortalité*	
4.42	Facteurs provoquant ou affectant la mortalité*	
4.43	Facteurs affectant la morbidité*	
4.44	Relation entre morbidité et taux de mortalité*	
4.5	Dynamique des populations	1
4.6	La population dans la communauté et l'écosystème	1
5	EXPLOITATION	5: 1
5.1	Equipement de pêche	1
5.11	Engins	1
5.12	Bateaux	2

		Page N°
5.2	Aires de capture	5:2
5.21	Distribution géographique générale*	
5.22	Répartitions géographiques*	
5.23	Répartitions des profondeurs*	
5.24	Conditions des substrats*	
5.3	Saisons de pêche*	
5.4	Opérations de pêche et résultats	2
5.41	Effort et intensité	2
5.42	Sélectivité	2
5.43	Captures	5
6	PROTECTION ET AMENAGEMENT	6:1
6.1	Mesures réglementaires (législatives)	1
6.11	Limitation ou réduction de la capture totale	1
6.12	Protection de parties de populations	1
6.2	Contrôle ou altération des facteurs physiques de l'environnement*	
6.3	Contrôle ou altération des facteurs chimiques de l'environnement*	
6.4	Contrôle ou altération des facteurs biologiques de l'environnement*	
6.5	Mise en charge artificielle	1
6.51	Mise en charge d'entretien*	
6.52	Transplantation; introduction*	
7	AQUACULTURE EN ETANG	7:1
7.1	Approvisionnement des stocks*	
7.2	Sélection génétique des stocks*	
7.3	Fraie* (artificielle, induite, naturelle)	
7.4	Entretien du stock*	
7.5	Aménagement des étangs*	
7.6	Nourritures et alimentation*	
7.7	Maladies et contrôle des parasites*	
7.8	Récolte*	
7.9	Transport*	
8	REFERENCES	8:1

1 IDENTITE

1.1 Nomenclature

1.11 Nom spécifique valable

Anguilla anguilla (Linnaeus, 1758)
(= Muraena anguilla Linnaeus, 1758, Syst. Nat. (Ed. 10):245).

1.12 Synonymie objective

Il n'y a pas de synonymes objectifs du nom plus récents.

1.2 Taxonomie

1.21 Affinités

- Supragénériques

Phylum Vertebrata
Subphylum Craniata
Superclasse Gnathostomata
Serie Pisces
Classe Teleostomi
Sous-classe Actinopterygii
Ordre Anguilliformes
Sous-ordre Anguilloidei
Famille Anguillidae

- Génériques

Genre Anguilla Shaw, 1803, Gen. Zool. (Pisces), 4(1):15. Espèce-type par monotype: Anguilla vulgaris Shaw, 1803 (synonyme subjectif de Muraena anguilla Linnaeus, 1758). Genre féminin.

"Tête lisse. Narines tubulaires. Yeux recouverts par l'épiderme. Membrane operculaire à 10 rayons. Corps arrondi, lisse, muqueux. Nageoires dorsale, caudale, et anale soudées. Events derrière la tête ou les nageoires pectorales." (Shaw, 1803).

Comme la famille des anguillidés comprend un seul genre, les caractères de famille peuvent aussi être considérés comme ceux de genre. Le concept (de famille) suivant est exprimé par Berg (1949):

Corps allongé, serpentiforme. Nageoires dorsale et anale rejoignant la caudale rudimentaire. Corps recouvert d'écailles minuscules. Ligne latérale bien développée. Ouverture anale éloignée de la tête. Bouche terminale; mâchoires peu allongées. Dents petites, pectinées ou setiformes, en plusieurs séries sur les mâchoires et le vomer. Dents minuscules sur les os pharyngiens, formant une tâche ovale sur les pharyngiens supérieurs. Ouvertures branchiales latérales et verticales, très bien développées, bien séparées l'une de l'autre. Fentes branchiales internes larges. Langue présente. Lèvres épaisses. Os frontaux pairés, développés séparément. Palatoptérigoides bien développés. Les prémaxillaires ne se sont pas individualisés chez l'adulte. Ceinture scapulaire comprenant de 7 à 9 éléments radiaux (jusqu'à 11 chez le jeune). Vertèbres caudales sans apophyses transverses.

- Spécifiques

Anguilla anguilla (Linnaeus, 1758)(Fig. 1).

Swainson (1839) fut le premier à utiliser la combinaison Anguilla anguilla.

Linné n'avait pas désigné un matériel-type, mais un spécimen nommé par lui se trouve au British Museum (Histoire Naturelle), Londres, Collection Linné, N° 80.

Localité-type: Europe. Linné (1758)(voir ci-dessous) fit référence à l'abondance de l'espèce dans le lac Comacchio, près de Ferrare, Italie, mais ceci ne peut être considéré comme restreignant la localité-type.

Définition de Muraena anguilla par Linné (1758):

Anguilla. M. maxilla inferiore longiore, corpore unicolore.
D. 1000. P. 19, V. O. A. 100. C. -.
Art. spec. 66, gen. 24, syn. 39. Fn. Svec. 290.
Muraena unicolor, maxilla inferiore longiore.
Habitat in Europa; maxima in lacu Comacchio Ferrariensi; non fert Danubium.
Nocturna; latet in coeno duplici foramine; coërcetur trunco albo Betulae; cutis tenacissima; parit vivipara, sub canicula.

Corps presque cylindrique, légèrement comprimé, spécialement près du bout caudal. Terminaison de la queue arrondie. Longueur de 40 cm à 1 m ou plus. Tête comprimée. Museau plutôt allongé, quelquefois large, déprimé. Mâchoires et vomer pourvus d'une série de dents. Fente buccale s'étendant approximativement jusqu'au niveau du milieu de l'oeil. Narine frontale tubulaire proche du bout du museau. Narine postérieure s'ouvrant devant la moitié supérieure de l'oeil. Oeil rond avec un iris jaunâtre, d'un diamètre du 1/8 au 1/12 de la longueur de la tête; à environ mi-distance préorbitale. Ouverture branchiale externe approximativement de la longueur du diamètre de l'oeil. Pectorale comprenant de 14 à 18 rayons. Extrémité antérieure de la nageoire dorsale nettement derrière la tête, en face de l'ouverture anale, aux 2/5 environ de la longueur totale. Nageoires dorsale et anale devenant plus hautes près de la queue, où elles forment une nageoire arrondie. Ligne latérale très distincte. Petites écailles elliptiques enfouies dans la peau. Couleur variable; côté dorsal variant du gris-brun,

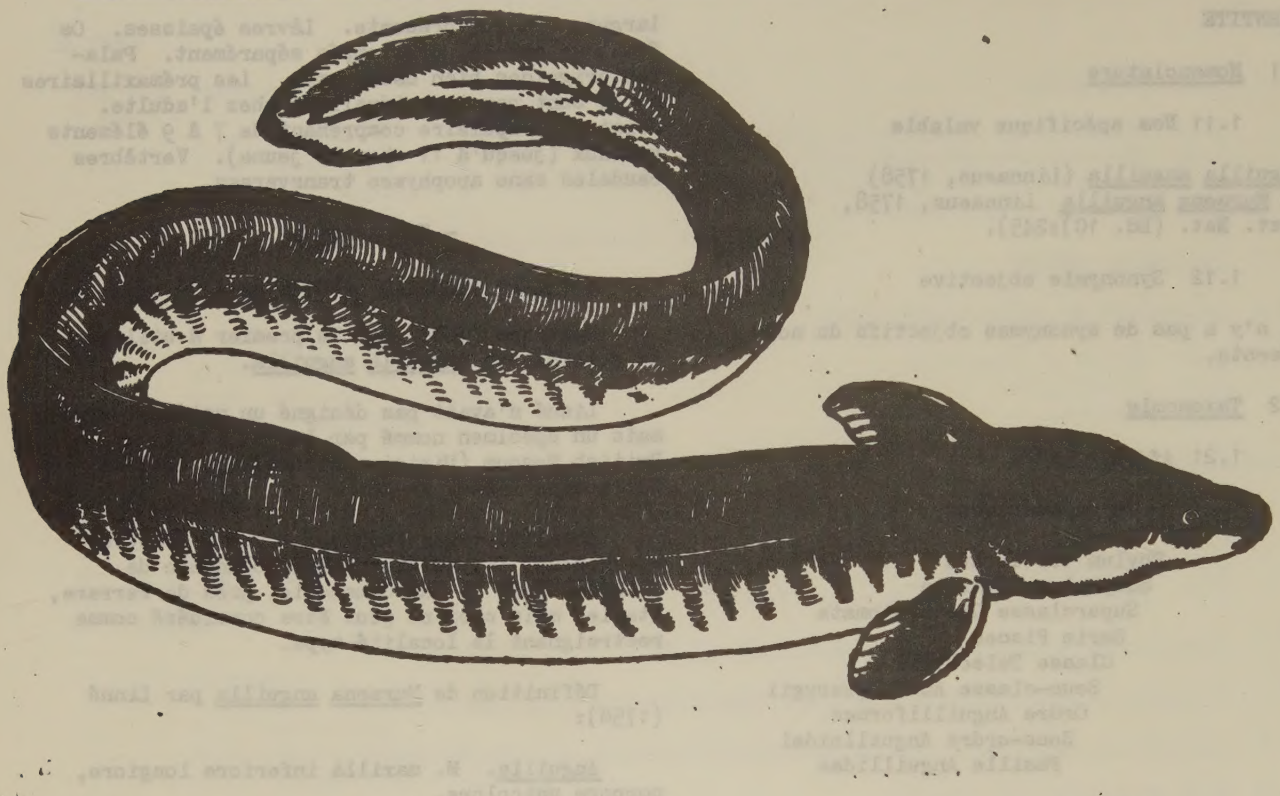

Fig. 1. Anguille, d'après C. Gesner (1575). (Avec la permission du Dr S.J. de Groot)

brun-olive ou jaunâtre, au noir; côté ventral jaunâtre. Nageoires jaunâtres, nageoire dorsale plus sombre.
Les spécimens approchant de la maturité sexuelle (Anguilla kieneri, Kaup. A. bibroni, Kaup, etc.) ont des yeux énormément élargis (diamètre beaucoup plus grand que la distance préorbitale), côté dorsal noir, côté ventral blanc avec des reflets argentés (anguilles argentées), pectorales ternes, sombres, parfois noires.
Nombre vertébral: 112 à 117, dont 45 à 46 sont pré-anales. Larve Leptocephale (Leptocephalus brevirostris Kaup); atteignant 88 mm, en forme de feuille d'olivier. Début de la nageoire dorsale toujours en face de l'anus; pectorales bien développées; nageoire caudale profonde; dernier hypural large, avec 5 rayons; avant-dernier fendu, avec 4 rayons; ante-pénultième avec un rayon.

(traduit d'Ancona, 1938)

Diagnose: Vert. 111 à 119, normalement 114 à 116; D 245 à 275; A 176 à 249; C 7 à 12; P 15 à 21 (Berg et al., 1949).

Vert. prehaem. 44 à 47; vert. 110 à 119; R.br. 9 à 13; P. 15 à 21 (Ege, 1939).

Vert. 112 à 117; D 245 à 275; A 205 à 235 (Wheeler, 1969).

- Synonymes subjectifs

Muraena anguilla Linnaeus, 1758; Anguilla vulgaris Shaw, 1803; placées en synonymie de Anguilla latirostris Risso, 1826, par Yarrell (1836). Raisons non discutées.

Anguilla cloacina Bonaparte, 1846; Anguilla platyrhynchus Costa[1]; placées en synonymie de Anguilla latirostris Risso, 1826, par Yarrell (1849). Raisons non discutées.

Muraena oxyrhina Ekström, 1835; Anguilla acutirostris Risso, 1826; placées en synonymie de Anguilla migratoria Kröyer, 1846-49, par Kröyer (1846-49). Raisons discutées.

Anguilla latirostris Risso, 1826; Anguilla obtusirostris Risso[1]; placées en synonymie de Anguilla fluviatilis Anslijn, 1828, par Heckel et Kner (1858). Raisons non discutées.

Anguilla fluviatilis Anslijn, 1828; Anguilla mediorostris Risso, 1826; Anguilla migratoria Kröyer, 1846-49; placées en synonymie de Anguilla vulgaris Shaw, 1803, par Von Siebold (1863). Raisons non discutées.

1/ Date de publication non connue

Muraena platyrhina Ekström, 1835; placée en synonymie de Anguilla vulgaris Shaw, 1803, par van Bemmelen (1866). Raisons discutées.

Anguilla canariensis Valenciennes, 1836-44; Anguilla callensis Guichenot, 1850; Anguilla cuvieri Kaup, 1856; Anguilla bibronii Kaup, 1856; Anguilla savignyi Kaup, 1856; Anguilla morena Kaup, 1856; Anguilla marginata Kaup, 1856; Anguilla microptera Kaup, 1856; Anguilla altirostris Kaup, 1856; Anguilla platycephala Kaup, 1856; Anguilla nilotica Kaup, 1856; Anguilla aegyptiaca Kaup, 1856; Anguilla hibernica Couch, 1856; placées en synonymie de Anguilla vulgaris Shaw, 1803, par Günther (1870). Raisons non discutées.

Anguilla anguilla Swainson, 1839; Anguilla linnei Malm, 1877; placées en synonymie de Anguilla vulgaris Shaw, 1803, par Day (1884). Raisons non discutées.

Anguilla oxycephala de la Pylaie, 1834; placée en synonymie de Anguilla vulgaris Shaw, par Moreau (1881). Raisons non discutées.

Anguilla kieneri Kaup, 1856; placée en synonimie de Anguilla vulgaris Shaw, 1803, par Fries, Ekström et Sundevall (1895). Raisons non discutées.

Leptocephalus brevirostris Kaup, 1856; placé en synonymie de Anguilla vulgaris Shaw, 1803, par Grassi et Calandruccio (1897). Raisons discutées.

Anguilla septembrina Bonaparte, 1846; Anguilla oblongirostris Blanchard, 1880; Anguilla eurystoma Heckel et Kner, 1858; placées en synonymie de Anguilla vulgaris Shaw, 1803, par Schmidt (1914). Raisons discutées.

Anguilla rostrata (Le Sueur); placée en synonymie de Anguilla anguilla (Linnaeus, 1758) par Tucker (1959). Raisons discutées. Non acceptée comme synonyme par le présent auteur.

Clef pour la détermination des espèces de Anguilla Shaw, 1803 (d'après Ege, 1939).

I. La largeur moyenne des rangées de dents intermaxillo-vomériennes, mesurée au milieu, dépasse un peu la moitié de la plus grande largeur des rangées maxillaires.

A. Nombre de vertèbres préhémales 38 à 42, nombre total de vertèbres 101 à 107. Valeur maximale moyenne de la longueur préanale sans la tête, en pourcentage de la longueur totale, ca 27,0 à ca 27,2.

- Valeur maximale moyenne de la distance entre les verticales passant par l'anus et l'origine de la nageoire dorsale, en pourcentage de la longueur totale, ca 9,0.
1. A. celebesensis Kaup.

- Valeur maximale moyenne de la distance entre les verticales passant par l'anus et l'origine de la nageoire dorsale, en pourcentage de la longueur totale, ca 13,0.
2. A. interioris Whitley.

B. Nombre de vertèbres préhémales 40 à 44, nombre total de vertèbres 108 à 116. Valeur maximale moyenne de la longueur préanale sans la tête, en pourcentage de la longueur totale, ca 25,9.
3. A. megastoma Kaup.

II. La largeur moyenne des rangées de dents intermaxillo-vomériennes, mesurée au milieu, est plus grande ou égale à la plus grande largeur des rangées maxillaires.

A. Peau avec marques bigarrées.

- Les trois rangées de dents formant la partie principale des bandes maxillaires sont régulières, le sillon longitudinal distinct sans interruptions; la projection sur le côté intérieur des bandes, antérieure. Pigment originel des civelles formant une raie médiolatérale distincte au bout de la queue. (Dentition inconnue chez A. ancestralis, représentée seulement par des civelles.)

1. Nombre de vertèbres préhémales 37 à 40.
4. A. ancestralis Ege.
2. Nombre de vertèbres préhémales 39 à 43.
a. Valeur maximale moyenne de la distance entre les verticales passant par l'anus et l'origine de la nageoire dorsale, en pourcentage de la longueur totale, ca 11,7 à ca 11,9.
A. nebulosa McClelland.
- Nombre total de vertèbres 106 à 112.
5a. A. nebulosa nebulosa McClelland.
- Nombre total de vertèbres 107 à 115.
5b. A. nebulosa labiata Peters.
b. Valeur maximale moyenne de la distance entre les verticales passant par l'anus et l'origine de la nageoire dorsale, en pourcentage de la longueur totale, ca 16,3.
6. A. marmorata Quoy et Gaimard.

- Les trois rangées de dents dans les bandes maxillaires sont irrégulières, le sillon longitudinal moins distinct avec des interruptions; pas de projection sur le côté intérieur des bandes. Civelles sans raie de pigment originel médiolatéral au bout de la queue.

B. Peau sans marques bigarrées.

- Valeur maximale moyenne de la distance entre les verticales passant par l'anus et l'origine de la nageoire dorsale, en pourcentage de la longueur totale, ca 9,1 à 14,6.

1. Valeur maximale moyenne de la longueur de l'ouverture buccale, en pourcentage de la longueur de la tête, ca 32 à 36.

a. Bandes maxillaires des dents avec sillon longitudinal. Valeur maximale moyenne de la longueur préanale, sans la tête, en pourcentage de la longueur totale, ca ? 27.
8. A. borneensis Popta.

b. Bandes maxillaires des dents sans sillon longitudinal. Valeur maximale moyenne de la longueur préanale sans la tête, en pourcentage de la longueur totale, ca 29.

- Nombre total de vertèbres 100 à 106. Valeur maximale moyenne de la distance entre les verticales passant par l'anus et l'origine de la nageoire dorsale, en pourcentage de la longueur totale, ca 14,6.
9. A. mossambica Peters.

- Nombre total de vertèbres 109 à 116. Valeur maximale moyenne de la distance entre les verticales passant par l'anus et l'origine de la nageoire dorsale, en pourcentage de la longueur totale, ca 11,1.
10. A. dieffenbachi Gray.

2. Valeur maximale moyenne de la longueur de l'ouverture buccale, en pourcentage de la longueur de la tête, ca 25 à ca 27.

a. Bandes maxillaires des dents avec sillon longitudinal. Valeur maximale moyenne de la longueur préanale, sans la tête, en pourcentage de la longueur totale, ca 26,9.
11. A. japonica Temminck et Schlegel.

b. Bandes maxillaires des dents sans sillon longitudinal. Valeur maximale moyenne de la longueur préanale sans la tête, en pourcentage de la longueur totale, ca 30,1 à ca 30,2.

- Nombre total de vertèbres 103 à 111. Valeur maximale moyenne de la distance entre les verticales passant par l'anus et l'origine de la nageoire dorsale, en pourcentage de la longueur totale, ca 9,1.
12. A. rostrata (Le Sueur).

- Nombre total de vertèbres 110 à 119. Valeur maximale moyenne de la distance entre les verticales passant par l'anus et l'origine de la nageoire dorsale, en pourcentage de la longueur totale, ca 11,2.
13. A. anguilla (Linnaeus).

- Valeur maximale moyenne de la distance entre les verticales passant par l'anus et l'origine de la nageoire dorsale, en pourcentage de la longueur totale, ca 0,2 à ca 3,6.

1. Le resserrement de la bande de dents intermaxillo-vomérienne commence en moyenne avant le milieu de la bande. Valeurs maximales moyennes de la longueur préanale sans la tête, en pourcentage de la longueur totale, ca 27,0 à ca 28,2. Nombre de vertèbres préhémales 40 à 45.

a. Valeur maximale moyenne de la longueur de la bande maxillo-vomérienne de dents, en pourcentage de la distance à partir de la lisière antérieure de cette bande jusqu'à l'extrémité postérieure de la bande maxillaire droite, ca 82 à ca 86. Valeur maximale moyenne de la distance entre les verticales passant par l'anus et l'origine de la nageoire dorsale en pourcentage de la longueur totale, ca 0,2 à ca 0,8.
A. bicolor McClelland.

- Nombre total de vertèbres 103 à 111.
14a. A. bicolor pacifica Schmidt

- Nombre total de vertèbres 106 à 115.
14b. A. bicolor bicolor McClelland.

b. Valeur maximale moyenne de la longueur de la bande de dents intermaxillo-vomérienne, en pourcentage de la distance à partir de la lisière antérieure de cette bande jusqu'à l'extrémité postérieure de la bande maxillaire droite, ca 71. Valeur maximale moyenne de la distance entre les verticales passant par l'anus et l'origine de la nageoire dorsale, en pourcentage de la longueur totale, ca 3,6.
15. A. obscura Günther.

2. Resserrement de la bande de dents intermaxillo-vomérienne, commençant en moyenne loin derrière le milieu de la bande. Valeur maximale moyenne de la longueur préanale sans la tête, en pourcentage de la longueur totale, ca 30,3. Nombre de vertèbres préhémales 44 à 48.
A. australis Richardson.

a. Valeur maximale moyenne de la distance entre les verticales passant par l'anus et l'origine de la nageoire dorsale, en pourcentage de la longueur totale, ca 1,2. Valeur maximale moyenne de la longueur de la tête (mesurée sur des femelles), en pourcentage de la longueur totale, ca 14.
16a. A. australis schmidti Phillips.

b. Valeur maximale moyenne de la distance entre les verticales passant par l'anus et l'origine de la nageoire dorsale, en pourcentage de la longueur

totale, ca 2,6. Valeur maximale moyenne de la longueur de la tête (mesurée sur des femelles) en pourcentage de la longueur totale, ca 12.
16b. A. australis australis Richardson.

1.22 Statut taxonomique

L'espèce est bien établie par des données biologiques (cf. Schmidt, 1922; Bertelsen, 1967).

1.23 Sous-espèces

Il n'existe pas de sous-espèce.

1.24 Noms communs courants, noms vernaculaires

Noms communs courants:

Allemagne	- Aal, Blankaal
Algérie	- Anguille, Selbah, Bou mekhriat
Arabie	- Bou Mekhriat
Autriche	- Aal
Belgique	- Aal, Paling, Anguille
Danemark	- Ål
Espagne	- Anguila
Esthonie	- Illa, Angerjas
Finlande	- Airokas, Ankerias
France	- Anguille
Galicie	- Wengurz
Grande Bretagne	- Eel, Silver eel
Grèce	- Khêlia
Hongrie	- Közönségés ângolna
Irlande	- Eel
Islande	- Áll
Israël	- Zlofach
Italie	- Anguilla
Liban	- Un ahmed
Lettonie	- Zutin
Lithuanie	- Ungurys
Madeire	- Eiró
Malte	- Sallura
Maroc	- Anguila
Norvège	- Ål
Pays-Bas	- Aal, Paling, Schieraal
Portugal	- Enguia
Roumanie	- Ogor, Ahele, Helios, Ilan balâc, Anghila
Russie	- Ugorj
Suède	- Ål
Suisse	- Aal, Anguille, Anguilla
Tchécoslovaquie	- Uhor
Tunisie	- Hanek, Sallour, Sannour
Turquie	- Yilan balyghi
Ukraine	- Ogúr
Yougoslavie	- Jegulja

Noms vernaculaires:

Il est impossible de mentionner tous les noms attribués à l'anguille dans chaque pays dans les aires où elle a été décrite (p.ex. Fischer, (1961) pour les noms allemands). Aucune liste de noms vernaculaires n'est donnée ici.

1.3 Morphologie

1.31 Morphologie externe (pour la description du frai, des larves et des adolescents, voir 3.17; 3.22; 3.23)

Outre les descriptions fournies en 1.2, quelques données morphologiques supplémentaires sont données dans le Tableau I.

L'un des sujets les plus controversés concernant la variation individuelle est celui des anguilles "plat bec"1/ et "fin bec"1/. Comme ces noms l'indiquent, on peut observer dans un stock d'anguilles quelques individus possédant une tête relativement large et d'autres une tête étroite. (Quelques caractères méristiques de ces différents groupes sont mentionnés dans le Tableau II.)

Ces phénomènes ont donné lieu à deux hypothèses:

(1) les différences entre les anguilles "plat bec" et "fin bec" sont génétiquement déterminées;

(2) les différences proviennent d'une nourriture différente.

A la suite d'une recherche approfondie Thurow (1958) aboutit aux conclusions suivantes:

Un stock d'anguilles se compose en général d'animaux possédant les caractéristiques intermédiaires. Les anguilles "plat bec" et "fin bec" sont des variants d'une population continue qui fait preuve d'une grande variabilité, et leur fréquence résulte des conditions d'environnement, particulièrement de la nourriture dominante.

Aucune donnée ne peut permettre de conclure à une variation géographique distincte. Les différences entre certaines caractéristiques, p.ex., la couleur de la peau, qui ont été avancées pour mettre en évidence une variation géographique, aboutissent inévitablement à des conditions purement locales, sans aucun rapport avec des données géographiques. D'après la théorie de Tucker (1959) les anguilles européennes et américaines devraient être considérées comme des variants géographiques de la même espèce, mais cette façon de voir n'est généralement pas admise.

Comme l'aire de ponte des anguilles est continue, on ne peut distinguer aucune sous-population.

Description des modifications morphologiques au cours de la croissance:

1/ Terminologie empruntée à Bertin (1956). Autre terminologie en France: "museau carré", "anguille fine"

TABLEAU I

Quelques données morphologiques sur l'anguille (d'après Ege, 1939)

			La plupart <450		La plupart >450			
	100–199	200–299	300–399		400–499		400–499	500–599 mm
			♂	♀	♂	♀	♂	♀
a)	41,72 (15)	42,83 (29)	41,93 (54)	42,63 (49)	41,56 (57)	42,77 (81)	41,56 (47)	41,60 (49)
b)	28,33 (15)	29,44 (29)	29,85 (38)	29,71 (46)	29,76 (57)	29,99 (81)	30,27 (47)	30,40 (49)
c)	10,31 (15)	11,52 (29)	11,34 (103)		11,31 (139)		11,10 (47)	11,08 (49)
d)	18,02 (15)	17,93 (29)	18,31 (103)		18,45 (139)		19,17 (47)	19,32 (49)
e)	13,39 (15)	13,39 (29)	12,27 (54)	13,00 (50)	11,78 (58)	12,79 (82)	11,29 (47)	11,20 (49)
f)	25,61 (15)	26,51 (29)	25,11 (54)	25,72 (50)	23,85 (58)	26,43 (82)	26,09 (47)	25,67 (49)

a) $\frac{a}{t} \cdot 100$ Variation de la longueur préanale, en % de la longueur totale

b) $\frac{a-h}{t} \cdot 100$ Variation de la longueur préanale sans la tête, en % de la longueur totale

c) $\frac{a-d}{t} \cdot 100$ Variation de la distance entre les verticales passant par l'anus et l'origine de la nageoire dorsale, en % de la longueur totale

d) $\frac{d-h}{t} \cdot 100$ Variation de la longueur prédorsale sans la tête, en % de la longueur totale.

e) $\frac{h}{t} \cdot 100$ Variation de la longueur de la tête, en % de la longueur totale

f) $\frac{g}{h} \cdot 100$ Variation de la longueur de l'ouverture buccale, en % de la longueur totale de la tête

TABLEAU II

Quelques caractéristiques méristiques concernant les têtes d'anguilles "plat bec" et "fin bec" (d'après Thurow, 1958)

a) Mesures crâniennes d'anguilles "plat bec" en relation avec la longueur du corps (cm)

Nbre	Long.	LC	LO	HC	LPF	LPO	LD	LM	LPM	HD	HAD*
4	46,7	2,60	1,05	0,54	0,50	0,21	2,05	1,29	0,29	0,09	0,39
4	49,2	2,79	1,16	0,55	0,57	0,20	2,24	1,45	0,34	0,14	0,43
3	53,6	3,24	1,41	0,70	0,62	0,20	2,63	1,66	0,33	0,14	0,52
6	60,1	3,94	1,71	0,85	0,74	0,36	3,25	2,06	0,43	0,18	0,73
5	64,9	4,15	1,74	0,86	0,75	0,33	3,36	2,15	0,48	0,19	0,74

* LC = longueur crânienne; LO = largeur occipitale; HC = hauteur crânienne; LPF = largeur post-frontale; LPO = largeur post-orbitale; LD = longueur dentaire; LM = longueur maxillaire; LPM = largeur prémaxillaire; HD = hauteur dentaire; HAD = hauteur arcade dentaire

b) Mesures crâniennes d'anguilles "fin bec" en relation avec la longueur du corps (cm)

Nbre	Long.	LC	LO	HC	LPF	LPO	LD	LM	LPM	HD	HAD*
3	46,5	2,62	1,10	0,58	0,51	0,21	2,10	1,29	0,27	0,09	0,39
3	48,3	2,76	1,16	0,64	0,58	0,21	2,09	1,38	0,27	0,09	0,39
3	50,9	2,78	1,12	0,59	0,55	0,20	2,19	1,38	0,29	0,07	0,40
3	53,8	2,83	1,19	0,62	0,55	0,20	2,18	1,40	0,27	0,08	0,39
5	57,0	3,03	1,30	0,66	0,65	0,24	2,39	1,51	0,31	0,07	0,44
4	59,7	3,29	1,44	0,69	0,61	0,23	2,59	1,62	0,35	0,09	0,45
1	64,7	3,68	1,45	0,73	0,53	0,26	2,87	1,79	0,43	0,11	0,53

c) Relation de la longueur crânienne aux parties crâniennes

	LC	HD	LPM	LPO	LM	LD	LO	LPF	HC
Plat bec	100	4,32	11,42	8,04	51,3	80,8	42,3	19,3	21,1
Fin bec	100	2,86	10,27	7,48	49,4	78,3	41,7	19,7	21,8
**		+1,46	+1,15	+0,56	+1,8	+2,5	+0,6	-0,4	-0,7
Diff. en %		33,9	10,1	7,0	3,5	3,1	1,4	2,1	3,3

** Différence entre les valeurs des anguilles plat bec et fin bec

Pendant la période "anguille" (phase adolescente), il ne se manifeste aucune modification morphologique. Pendant la maturité, toutefois, les modifications sont frappantes (cf. 1.2). Il a déjà été établi que les yeux s'élargissent considérablement durant cette période de vie. Leur diamètre augmente de 1 à 2 mm, leur poids fait plus que doubler. Les organes olfactifs se développent; les lignes latérales deviennent plus apparentes; le côté dorsal devient noir; le côté ventral, au contraire, devient blanc avec des reflets argentés. Une autre modification manifeste se traduit par une peau devenant plus dure, plus résistante et plus brillante. Havinga (1943) a établi que pour la grande majorité des anguilles le poids de la peau représente 2,7 à 3 pour cent du poids de l'animal. Quand le poids de la peau atteint 4,2 pour cent, l'anguille montre les premiers signes de sa transformation en anguille argentée. Chez les anguilles entièrement transformées en anguilles argentées, la peau représente 6 pour cent du poids total. Le ventre devient également plus dur, de sorte qu'il devient difficile de le comprimer contre le corps de l'anguille, ce qui contraste avec le ventre mou d'une anguille immature.

On capture occasionnellement des anguilles qui ont une apparence de développement sexuel beaucoup plus avancé, que l'on peut présumer atteint par les anguilles sur la route maritime de la fraie. En ce qui concerne cette "livrée partielle de noce", Svärdson (1949) a décrit la présence d'yeux très élargis ayant un diamètre minimal de 1 cm, des pectorales noires très longues et pointues, une couleur brun-rouge plus prononcée sur le ventre, et un museau non pointu.

1.32 Cytomorphologie

Sick et al. (1962, 1967) ont étudié le nombre chromosomique de l'anguille et ont conclu que A. anguilla possède 38 chromosomes diploides.

1.33 Spécifité protéique

Les études préliminaires d'électrophorèse de l'anguille n'ont révélé qu'un seul type d'hémoglobine (Sick et al., 1962). Une poursuite de cette recherche portant sur 848 anguilles, dont 302 spécimens récoltés en Grèce et en Espagne, a confirmé ce résultat.

Les transferrines du serum ont été étudiées par électrophorèse. Quatre agglomérats différents de fer ont été décelés. Cinq phénotypes ont été observés, dont la fréquence de distribution s'est révélée en accord avec la distribution présumée d'après l'hypothèse d'un contrôle génétique des principales transferrines par trois gènes allèles (Fine et al., 1964; Drilhon et al., 1966).

Il faut mentionner qu'un facteur de complication est apparu dans la comparaison d'échantillons atlantiques avec ceux provenant de deux régions méditerranéennes (Drilhon et al., 1966, 1967, 1967a). Des différences dans les fréquences de distribution des transferrines ont été trouvées à la fois entre les spécimens atlantiques et méditerranéens et entre ceux provenant de l'est et de l'ouest méditerranéen. Le dernier, en particulier, comprend un type à trois bandes (cf. également de Ligny, 1969).

Pantelouris et Payne (1968) ont conclu que les zymogrammes d'estérase des serums d'anguille révèlent jusqu'à huit fractions. Les différences individuelles observées suggèrent un polymorphisme génétique, lequel s'applique au groupe estérase des différents tissus.

Le sang d'anguille contient un serum, qui appartient, selon Wunder (1967), à un groupe très toxique pour les mammifères.

2. REPARTITION

2.1 Aire totale

L'Atlantique à partir de l'aire de ponte (voir 3.51) jusqu'à l'Europe et l'Afrique du Nord; aires littorales de l'Europe et de ses îles depuis Pechora jusqu'à la mer Noire; Méditerranée et ses aires littorales du Moyen-Orient et de l'Afrique; rivage atlantique du Maroc; Iles Canaries; Açores; Madeire.

Les limites en Europe sont les suivantes: la partie la plus basse de Pechora, le bassin de la Volga, et la mer Noire avec occurrence dans le Danube; le Dniestr, le Bug; le Dniepr et quelquefois le Don.

Si elles ne sont pas barrées par des obstacles (p.ex. des barrages), les aires continentales peuvent être colonisées par des anguilles remontant les rivières et les cours d'eau; la densité du stock d'anguilles décroît à mesure que l'on s'éloigne de la côte.

Grâce à leurs facilités de manipulation, les anguilles sont transportées sur de grandes distances et des collections d'eau sont empoissonnées, l'anguille en étant primitivement absente.

Les étangs japonais à anguilles ont été empoissonnés en 1969 pour la première fois avec des civelles provenant de France (voir également 6.5).

2.2 Distribution différentielle

2.21 Frai, larves et juvéniles: voir 3.16 et 3.51.

2.22 Adultes: voir 2.1

2.3 Causes déterminantes des différentes distributions

La distribution des anguilles résulte à l'origine des cours du Gulf Stream et du courant Atlantique Nord, complétés par plusieurs courants maritimes qui dispersent les civelles le long des côtes. La répartition ultérieure dépend des possibilités d'accès aux eaux intérieures et des transports.

Toutes les collections d'eau, qu'elles se situent à l'intérieur ou le long des côtes, convenant au poisson, peuvent contenir des anguilles. Ceci s'applique aussi bien à une lagune douce froide à truites d'une région montagneuse. Les duretés de l'hiver sont esquivées par une hibernation sous-terraine.

2.4 Hybridation

Aucune hybridation n'est connue.

3. BIONOMIE ET HISTOIRE DE LA VIE

3.1 Reproduction

3.11 Sexualité

Selon d'Ancona (1943), qui a étudié le développement des gonades d'anguilles à partir du stade civelle, au début les gonades ont une apparence non différenciée, avec quelques parties qui semblent montrer des caractères mâles, d'autres des caractères femelles, et d'autres enfin des caractères intermédiaires. La différenciation sexuelle des gonades débute avec le développement des éléments de la série gamétogénique mâle et la dégénérescence de la série femelle, ou vice versa.

La différenciation des gonades femelles peut quelquefois se reconnaître chez des anguilles de 20 cm et même moins. La plupart des anguilles, cependant, demeurent en état d'indétermination sexuelle jusqu'à des longueurs de 30 cm et même plus. Durant son développement un stock d'anguilles manifeste une évolution graduelle de femelles distinctes vers des mâles distincts, reliés par des spécimens intermédiaires en plus ou moins grand nombre.

Les conditions qu'a observé d'Ancona mettent en évidence un très long stade d'indétermination sexuelle, avec la coexistence de cellules femelles qui se développeront ultérieurement et d'éléments mâles potentiels dans le dernier cas, les caractéristiques sexuelles ne sont pas évidentes à cause du retard dans la maturation.

De plus, toutes les observations conduisent à la conclusion que chez l'anguille, la détermination sexuelle génotypique est très labile et qu'elle peut être influencée par des facteurs phénotypiques, qui agissent sur les cellules germinales par l'intermédiaire du substratum somatique de la gonade.

Sinha et Jones (1966) ont conclu que l'"organe de Syrski" qui était supposé caractériser la masculinité est de nature ambiguë, et que par conséquent il est difficile de déterminer le sexe des anguilles qui possèdent cet organe. Les auteurs sont en désaccord avec la suggestion que la salinité des eaux environnantes détermine la distribution du sexe des anguilles.

Fidora (voir d'Ancona, 1959) a conclu, après des expériences de stockage, que différentes conditions de croissance affectent la détermination du sexe: d'un stock dense résulte une majorité de mâles, tandis qu'une densité décroissante de la population augmente le pourcentage de femelles. Cette conception concorde avec d'autres observations, p.ex., une population contenant 100 pour cent de femelles dans une zone sous-peuplée comme les biefs supérieurs des longues rivières, p.ex., le Rhin (voir également Gandolfi-Hornyold, 1929, pour la Loire); une grande prédominance des mâles dans les populations d'anguilles denses des estuaires des mêmes rivières (p.ex., environ 95 pour cent dans l'IJsselmeer); et enfin une augmentation des femelles dans une zone littorale proche moins peuplée. Deelder (données non publiées) a constaté une majorité de femelles dans un polder clos, inaccessible aux anguilles et qui avait été volontairement sous-empoissonné en civelles par l'aménagement.

Dimorphisme sexuel: au stade proche de la maturité (anguille argentée) les mâles et les femelles peuvent se reconnaître d'après leur longueur (voir 3.12).

3.12 Maturité

Havinga (1945) a établi que les anguilles argentées femelles mesurent plus de 45 cm; les plus petites qu'il ait observées avaient des longueurs de 47, 48 et 51 centimètres. A son avis les mâles ne dépassent pas 45 centimètres. Deelder (données non publiées) a observé dans l'IJsselmeer des mâles d'anguilles argentées aussi petits que 25 centimètres.

Ehrenbaum (1929) a mentionné des recherches sur 5 260 anguilles, parmi lesquelles il y avait des mâles de 45 cm (1), 46 cm (3), 47 cm (1), et 49 cm (1). Les graphiques de Mercer (non publiés) montrent une nette division entre les anguilles argentées mâles et femelles dans le Lough Neagh (Irlande du Nord) à 47 centimètres. La fréquence des longueurs des mâles d'anguilles argentées augmente à partir de 31 cm jusqu'à un mode distinct entre 37 et 42 cm; les longueurs des anguilles argentées femelles atteignent 80 cm, et le graphe de la fréquence des longueurs montre un mode distinct entre 53 et 55 centimètres. Le plus grand mâle d'anguille argentée observé par Frost (1945) avait une longueur de 43 cm, la plus petite femelle mesurait 44 cm; "de tels poissons sont rares".

De ce qui vient d'être dit, on peut conclure que l'attente de la maturité est en rapport avec la longueur. Il en résulte que la maturité serait une question de taux de croissance au cours de la période qui l'a précédée.

Pour les dimensions et poids des anguilles argentées, voir 3.43.

3.13 Appariement

Inconnu. Peut-être collectif.

3.14 Fécondation

Inconnue. Probablement externe.

3.15 Gonades

Inconnues au moment de la fraie. Pour le développement voir 3.11.

3.16 Fraie

Boëtius et Boëtius (1967) ont étudié des anguilles argentées captives. Les auteurs ont trouvé que la température maximale à laquelle le développement sexuel normal devrait avoir lieu était de 25 à 26°C. Une approche mathématique des données sur la température et la période de maturation a donné une indication d'un optimum de température de 20°C environ. Le zéro biologique pour la maturation expérimentale était de 10°C environ.

Les données hydrographiques de l'aire de ponte supposée dans la mer des Sargasses indiquent une profondeur pour la ponte de 100 à 200 m en hiver, si l'on suppose que l'optimum de température pour la ponte est de 20°C.

3.17 Frai

Selon T. Wemyss Fulton (cf. Schmidt, 1923) le frai mûr contient des goutelettes d'huile.

3.2 Phase pré-adulte

3.21 Phase embryonnaire

Inconnue

3.22 Phase larvaire

Phase pré-larvaire: selon Schmidt (1923), la membrane vitelline des larves contient une goutelette d'huile.

Phase post-larvaire: le développement des larves d'anguilles jusqu'à une longueur moyenne de 75 mm (Leptocephalus brevirostris) a été décrit par Schmidt (1923). Voir 3.51.

Il faut attirer l'attention, à ce propos, sur la croissance en longueur du Leptocephalus qui est dissymétrique: elle est plus rapide derrière l'anus que devant. En ce qui concerne la position de l'anus et de la nageoire dorsale, il a été montré que ni l'un ni l'autre ne change de position par rapport aux myomères jusqu'à la métamorphose (Ford, 1931).

Grassi et Calandruccio (1897) ont décrit la métamorphose des larves d'anguilles en civelles, ce qui a été par la suite bellement illustrée par des photographies de Schmidt (1912). Outre la transformation manifeste des larves en forme de feuilles d'olivier en civelles à forme d'anguilles, accompagnée d'une décroissance en longueur et en poids (Schmidt, 1923), un remarquable changement des positions relatives de la nageoire dorsale, des nageoires anales et de l'anus se manifeste; les premiers rayons des nageoires anales et l'anus se déplacent vers l'avant au cours d'un mouvement réel, et modifient entièrement leurs positions par rapport aux myomères, de telle sorte que les nageoires et l'anus sont amenés à se trouver juste en face des myomères à partir desquels ils sont innervés, au lieu de s'en écarter comme c'est le cas au stade du leptocéphale (Ford, 1931). On peut en conclure, par conséquent, que les nageoires dorsales et anales sont temporairement maintenues en position postérieure, se déplaçant en avant vers leur véritable position pendant la métamorphose.

Bartels (1922), qui a étudié l'anatomie des larves et des civelles, a noté des changements remarquables dans certains organes, p.ex., la ligne latérale et les intestins. Il a de plus mentionné l'existence chez le leptocéphale d'une grosse cavité remplie de gelée, occupant la plus grande partie du corps, où la neurochorde est suspendue. Cette cavité disparaît complètement pendant la métamorphose. Il est probable que cette gelée maintient l'animal dans les couches d'eau supérieures grâce à sa faible densité, les leptocéphales ne possédant pas de vessie natatoire.

3.23 Phase adolescente. Civelles

Les caractères les plus remarquables du développement de la civelle sont une pigmentation graduelle (commençant par la "tâche cérébrale") et la diminution de la longueur et du poids (Gilson, 1908; Strubberg, 1913). La diminution de longueur des civelles peut atteindre 3,5 mm (d'environ 70 à 66,5 mm), après qu'elles aient atteint la côte danoise; la diminution en poids d'environ 0,32 à 0,135 g, soit une perte de 0,185 grammes. Cette réduction des dimensions résulte de l'absence d'alimentation durant la migration alors que l'animal nage.

A Den Oever (Pays-Bas) la plus grande longueur enregistrée sur des civelles en cours de migration est de 92 mm; la plus petite de 60 millimètres. Les longueurs annuelles moyennes des civelles en cours de migration y varient de 72 à 77 millimètres.

Maladies et parasites de cet âge sont inconnus.

Les prédateurs se recrutent chez tous les animaux suffisamment gros pour pouvoir dévorer des civelles: nombreuses espèces de poissons (bien qu'il soit connu que les civelles réussissent à s'échapper par les fentes operculaires) incluant les anguilles (Sinha et Jones, 1967a), goelands, rats (p.ex. aux passes à civelles), et le dernier, mais pas le moindre prédateur, l'homme.

Les pertes dues à l'homme sont très importantes. Elles peuvent résulter de barrières infranchissables sur les cours d'eau, où les civelles tentent de passer jusqu'à ce qu'elles meurent, ou de pêche pour la nourriture ou l'engrais. Une première description en a été donnée par Redi (1684)(cf. Bertin, 1956), qui possédait une remarquable intuition en matière de biologie de l'anguille. Selon lui, un jour de 1677, plus de 3 000 livres toscanes (1 200 kg) d'anguilles furent capturées en cinq heures dans l'Arno, dans la région de Pise.

Le dommage total infligé à un stock de civelles peut être énorme.

3.3 Phase adulte (poisson mature)

Quoique les anguilles et les anguilles argentées ne soient pas rigoureusement des poissons matures, nous les traiterons dans ce chapitre, du fait qu'ils représentent les phases les plus importantes dans la vie d'Anguilla anguilla.

3.31 Longévité

Durée moyenne de vie hypothétique. L'estimation de la durée de vie totale dépend du temps mis pour que le stade anguille argentée soit atteint. Puisque ceci, comme nous l'avons déjà fait remarquer, dépend en partie du sexe et du taux de croissance, qui sont fortement influencés par l'environnement, il est difficile de fournir des règles générales.

Rasmussen (1952) a conclu à un âge moyen de 11 à 12 ans pour des anguilles argentées de 55 à 60 cm provenant du lac Esrum, au Danemark.

Deelder (1957) étudia les mâles d'anguilles argentées provenant de l'IJsselmeer et en déduisit que le plus grand nombre (36 pour cent) demeuraient neuf étés dans les eaux douces; cependant il nota également la présence de mâles d'anguilles argentées qui y demeuraient de 5 à 15 ans.

L'âge des femelles d'anguilles argentées est plus grand. Frost (1945) observa dans le district de Windermere (en eau douce) un âge moyen de 12 à 13 ans avec un maximum de 19 ans.

Age maximal. Le record absolu est fourni par "Putte", conservée pendant 85 ans en aquarium (Svärdson, 1949). Bertin (1956) a mentionné une anguille qui vécut 37 ans en captivité, et des anguilles qui demeurèrent 50 ans dans un lac suisse.

3.32 Résistance

Pourvu que l'oxygène soit en quantité suffisante, que la peau soit maintenue humide, que la température de l'air ne dépasse pas 15°C (Krogh, 1904), la résistance des anguilles et des anguilles argentées est grande. C'est en raison de cette caractéristique que leur valeur économique est également grande, car cette résistance permet de les stocker, de les manipuler et de les transporter sur des distances énormes. Bien que l'on ne dispose pas de données précises, il est bien connu que les anguilles argentées peuvent être stockées vivantes en bassin, en forte densité, pendant des mois. Mann (1960) conserva en aquarium alimenté en eau de ville, des anguilles non nourries pendant trois et même quatre mois. En raison de leur état physiologique qui ne nécessite pas de nourriture, les anguilles argentées peuvent être conservées plus longtemps en captivité que les autres: Boëtius (1967) expérimenta sur des anguilles argentées pendant neuf mois consécutifs et Boëtius et Boëtius (1967) conservèrent sans nourriture une anguille argentée pendant trois ans, période au bout de laquelle elle fut capable d'atteindre une maturité normale.

Boëtius et Boëtius (1967) ont montré que l'amplitude thermique de survie est grossièrement comprise entre 0 et 30°C, à la fois pour les anguilles argentées et jaunes. La température convenant à la vie de l'anguille jaune se situe approximativement entre 10 et 30°C. Cette conclusion a été bellement confirmée par l'expérience des anguilliculteurs japonais, qui importèrent en 1969 des civelles de France. Au début ce fut un plein succès; en été, cependant, lorsque la température dépassa 30°C, une grande mortalité se manifesta, sans qu'on puisse diagnostiquer de maladies ou la présence de parasites. On en conclua que l'anguille européenne ne pouvait supporter ces hautes températures (Korringa, communication personnelle).

3.33 Compétiteurs

Rogers (1964) a fait justement remarquer que l'on peut encore s'interroger sur l'adéquation des critères sur lesquels on juge la compétition. Il est évident que ce qui, en fait, constitue la "compétition" est encore sujet à de considérables discussions. Pour certains, il paraît tout à fait erronné de prétendre qu'en raison de la présence de la même nourriture dans les estomacs des diverses espèces, il y ait compétition, car cette nourriture peut exister en surabondance. Inversement, si l'on trouve un organisme dans l'estomac d'une espèce de poisson, et qu'on ne le trouve pas dans celui d'une autre, les deux espèces vivant ensemble, on ne peut dire qu'il n'y a pas compétition; il se peut que l'un des espèces ait particulièrement bien réussi dans la compétition pour ce constituant de la nourriture.

Les compétiteurs pour l'aire de ponte sont inconnus.

Si tous les animaux qui partagent les constituants de la nourriture avec les anguilles devaient être considérés comme des compétiteurs pour la

nourriture, alors la plupart des espèces de poissons qui vivent avec les anguilles devraient être rangés dans cette catégorie. On n'en donnera ici aucune liste en raison de son étendue, conséquence, en partie, de la diversité des aires de distribution de l'anguille.

Puisque les anguilles argentées ne s'alimentent pas, il n'existe pas de compétition pour la nourriture.

En ce qui concerne la compétition pour les abris, on peut remarquer que les anguilles aiment à se cacher dans le fond, les tubes, les amas végétaux, etc. Aucune compétition sérieuse avec les autres espèces n'est connue pour ces habitats.

3.34 Prédateurs

Pour les stades les plus jeunes des anguilles, tous les poissons qui sont capables d'avaler des civelles peuvent agir en prédateurs, bien que les anguilles soient protégées par leur mode de vie. Les anguilles adultes sont surtout la proie d'anguilles plus grosses (Sinha et Jones, 1967) et d'oiseaux. Les cormorans peuvent prélever un lourd tribut car ils sont capables de plonger, et les hérons prennent de l'importance sur les aires peu profondes.

Van Dobben (1952), qui a étudié une colonie de cormorans, a fait remarquer que la composition de leur nourriture est régie par l'accessibilité de l'anguille. Les prises d'anguilles augmentent avec l'approche de l'été, jusqu'aux jours chauds de juillet où elles deviennent leur principale source de nourriture. Comme la plupart des anguilles sont blessées au museau, et que les oiseaux chassent exclusivement de jour, on peut penser que les anguilles sont capturées, lorsque cachées dans le substrat, leur tête émerge. On ne connaît pas de défense efficace de la part de l'anguille.

La longueur des anguilles capturées peut atteindre de 18 à 60 centimètres. Van Dobben a calculé qu'une colonie de cormorans comprenant environ 2 000 nids, situés près de l'IJsselmeer, consomme en un été environ 200 000 kg d'anguilles.

En ce qui concerne la prédation par les poissons, une observation intéressante de Hegemann (1958) doit être mentionnée à propos du brochet dans le Greifswalder Bodden (Rügen) consommant des anguilles. Les anguilles représentaient 4 pour cent des proies de 50 brochets.

Aucune donnée n'existe sur la prédation comme facteur de contrôle de la population d'anguilles.

3.35 Parasites, maladies, blessures et anomalies

Ils sont nombreux. Reichenbach-Klinke (1966) a mentionné, outre les parasites communs comme Ichthyophthirius multifiliis, 30 espèces:

Trypanosoma granulosum
Cryptobia markewitchi
Eimeria anguillae
Myxidium giardi
Trichodina anguillae
Trichodinella epizootica
Cyrodactylus anguillae
Triaenophorus nodulosus
Bothriocephalus claviceps
Diphyllobothrium latum (larvaire)
Proteocephalus macrocephalus
Sphaerostoma bramae
Plagioporus angulatus
Podocotyle atomon
Contracaecum squalii (larvaire)
Raphidascaris acus
Spinitectus inermis
Ichthyobronema gnedini
Camallanus lacustris
C. truncatus
Neoechinorhynchus rutili
Pseudoechinorhynchus clavula
Metechinorhynchus salmonis
Acanthocephalus anguillae
A. lucii
Pomphorhynchus laevis
Corynosoma semerme (larvaire)
Ergasilus gibbus
Lernaea cyprinacea
Argulus foliaceus

Frost (1946) a signalé le trématode Diplostomum sp. dans l'oeil des anguilles. Willemse (1966) a décrit la présence de kystes de Glugea sp. dans les ovaires d'anguille.

Sous certaines conditions les parasites peuvent exercer un effet dévastateur sur les stocks d'anguilles. Ichthyophthirius est capable de nettoyer complètement des stocks naturels d'anguilles (Timmerman, 1939) aussi bien que des stocks artificiels (Deelder, données non publiées). Toutefois les grandes destructions de populations d'anguilles sont seulement causées par quelques maladies: Pseudomonas punctata et Vibrio anguillarum: la "maladie rouge" pour les deux et la "maladie du choux-fleur".

Selon Schäperclaus (1954), qui décrivit cette maladie dans ses moindres détails, la "maladie rouge" peut être causée par les deux espèces de bactéries ci-dessus mentionnées. Pseudomonas prospère dans l'eau d'une salinité inférieure à 0,8 pour cent (NaCl), Vibrio dans une eau d'une salinité d'environ 1,5 à 3,5 pour cent de NaCl. Les commerçants d'anguilles hollandais sont parfaitement au courant de cette particularité et, lorsque c'est possible, ils transfèrent leurs stocks d'anguilles d'eau douce en eau de mer, et vice versa en cas de "maladie rouge", pour les remettre en état.

Outre les dommages infligés aux anguilles stockées artificiellement, la "maladie rouge" peut être préjudiciable aux populations d'anguilles, p.ex., dans la Baltique (Wolter, 1960) et dans l'Adriatique (Canestrini, cf. Wolter, 1960), aussi bien que dans les eaux intérieures, p.ex., aux Pays-Bas (Deelder, données non publiées).

Une infestation par la maladie baptisée "du choux-fleur" d'anguilles argentées, ayant débuté en 1944 au Danemark, a été rapportée par Christiansen et Jansen (1950). Ces anguilles argentées descendaient vraisemblablement des régions baltes. Evidemment aidée par le stockage et le transport, la maladie attaqua aussi bien les anguilles non argentées, et se répandit sur l'Europe du nord-ouest dans la partie sud des Pays-Bas, à la fois dans les eaux douces et saumâtres. Comme son nom l'indique, les anguilles malades sont porteuses de tumeurs, principalement sur le museau, mais également sur d'autres parties du corps. En dépit d'efforts sérieux (p. ex., Schäperclaus, 1953) aucune cause précise n'a pu être déterminée. Comme les tumeurs empêchent les anguilles de s'enfouir dans la vase et de se nourrir, il en résulte un dépérissement (cf. Lühmann et Mann, 1956). En outre, les anguilles malades ne sont pas commercialisables en raison de leur apparence repoussante.

Blessures et anomalies

Autant qu'on puisse le savoir, les blessures d'apparence régulière sont seulement infligées par les turbines et les pompes aux anguilles et aux anguilles argentées dévalant au travers de stations de pompage ou hydroélectriques. Ces blessures peuvent varier de la coupure complète jusqu'à des dommages qui sont seulement décelables quelque temps après (Butschek et Hofbauer, 1956).

Les anomalies ne sont pas fréquentes. La plus remarquable est l'anguille dorée que l'on cite de temps à autre (p.ex., Thumann, 1953). Un autre phénomène observé de temps en temps est l'anguille à colonne vertébrale ondulée ("plekospondylie"). Aucune cause n'en est connue (Schräder, 1930).

Comme pour d'autres animaux, quelques anomalies peuvent apparaître occasionnellement: p.ex., une pierre dans la cavité générale (Tesch, 1958); la maladie du rein (Scheer, 1934).

3.4 Nourriture et croissance

3.41 Alimentation

Les anguilles, animaux nocturnes, se nourrissent principalement la nuit, quand elles cherchent leur nourriture en nageant ça et là. Des expériences en aquarium ainsi que des observations directes (p.ex., Berry, 1935) ont cependant montré qu'elles se nourrissent également pendant le jour.

La nourriture se trouve sur toute la superficie où existent des anguilles et où elle est utilisable. Dans les estuaires, des mouvements journaliers peuvent se produire vers, ou à partir des sources de nourriture, dans la zone saumâtre (voir 3.51; Koendzinsj, 1958). Au printemps, l'aire de ponte des poissons blancs peut attirer un grand nombre d'anguilles, qui se nourrissent du frai.

Nous devons ici attirer l'attention sur le rapport d'Albertus Magnus (1545, cf. von Siebold, 1863) qui relate, traduit: "On allègue que l'anguille rampe hors de l'eau pendant la nuit et pénètre dans les champs, où elle trouve des lentilles, des pois ou des haricots semés". Nilsson (1860) a fait ressortir que de telles anguilles iraient à la recherche de limaces et de vers. Comme Deelder (données non publiées) expérimentant en aquarium, a prouvé que les anguilles peuvent sortir de l'eau pour rechercher leur nourriture, et connaissant leur faculté de localiser une étendue d'eau (voir 3.51; Schäffer, 1919), on peut supposer que Magnus et Nilsson étaient dans le vrai à propos de ce territoire particulier d'alimentation.

L'anguille utilise quelques procédés particuliers quand elle se nourrit, qui dépendent des circonstances. Les petits objets sont saisis sans difficultés. Un grand objet, p.ex., un poisson mort, trop gros pour être avalé, est attaqué de la manière suivante: l'anguille mord dans la chair et arrache la bouchée en tournant très vite autour de son axe longitudinal.

Les anguilles enterrées attrappent leur nourriture d'une manière particulière dont Berry (1935) donne une brillante description: "Elles sont étendues sous la vase ou le gravier avec seulement le bout du museau jusqu'aux yeux faisant saillie. L'emplacement choisi, p.ex., dans une rivière, se trouve hors du courant principal, soit devant, soit derrière une grosse pierre ou un autre obstacle. Toute imprudente créature de dimension convenable qui passe à quelques pouces de ce danger caché est saisie avec une surprenante soudaineté et engloutie d'un coup, ou peu à peu avalée la tête la première. Voir une anguille catapulter les deux tiers de son corps hors de son tunnel pour saisir une proie n'est pas moins saisissant que de la voir aussi soudainement disparaître; la queue aplatie est évidemment utilisée comme une sorte de ressort, mais il est difficile de comprendre comment elle peut accomplir cet exploit."

Les grosses anguilles qui ne sont pas enfouies dans le substrat nagent probablement en rond pendant quelque temps après avoir saisi leur proie.

Les pêcheurs au cordeau font face à ce comportement en utilisant de longues lignes transversales, ou en pêchant les grosses anguilles seulement pendant les jours chauds, quand elles paressent, et en utilisant des appâts de dimension calibrée tels que gremille ou petite perche.

A toutes les époques, les anguilles semblent dépendre davantage de leur odorat que de leur vision pour obtenir leur nourriture. Un leurre de ver ou d'un autre appât agité devant elle ne soulève, s'il existe, que peu d'intérêt, mais n'importe quel objet placé quelque temps auparavant dans un récipient contenant des vers cause une excitation immédiate (cf. von Fritsch, 1941; Mohr, 1969).

Quand ils appâtent leurs cordeaux, les pêcheurs devraient prendre soin d'avoir les mains propres; des matières telles que de l'huile ou du pétrole produisent une décroissance marquée des captures.

Outre l'odeur, le goût de la nourriture semble aussi jouer un rôle dans la prise de nourriture. Wunder (1927) a montré que de la nourriture trempée dans de la quinine est immédiatement recrachée.

Les anguilles de l'Europe septentrionale ne se nourrisent pas en hiver. Sinha et Jones (1967a), qui ont étudié les anguilles du Pays de Galles, ont établi que la période d'alimentation se situe surtout entre avril et septembre. Des exceptions sont cependant connues (Frost, 1952). On peut supposer que dans les régions méridionales plus chaudes de leur aire, les anguilles s'abstiennent de nourriture pendant une plus brève période, si elle existe.

3.42 Nourriture

Les anguilles sont très tolérantes en matière de nourriture animale, pourvu que celle-ci soit vivante ou extrêmement fraîche. Une liste des espèces servant de nourriture à l'anguille contiendrait virtuellement toute la faune aquatique (dulçaquicole et marine) existant dans l'aire de l'anguille (voir,p.ex., Frost, 1946; Sinha et Jones, 1967a). La liste de la nourriture pourrait être encore augmentée des animaux vivant hors de l'eau, p.ex., les vers, et la viande fraîche qui sont aussi bien consommés. Avec les anguilles en captivité, à la différence d'avec la plupart des autres espèces animales, il n'y a pas de difficulté, pour les amener à se nourrir, et elles profiteront de n'importe quel régime.

La sorte de nourriture est fortement influencée par ses dimensions et sa disponibilité (Schiemenz, 1910). Ainsi, les grosses anguilles ont davantage tendance à se nourrir sur les poissons qu'elles peuvent avaler, que les petites anguilles; comme d'autre part les anguilles sont des habitants du substrat, elles se nourrissent davantage sur la faune du fond. Des exceptions sont connues, et le plancton peut être consommé quand il est présent en masses importantes (Schiemenz, 1910). Des exemples de poissons trop gros pour être avalés, mais attaqués et dévorés graduellement par des anguilles sont aussi connus, particulièrement quand ils ont été capturés par des filets maillants (Lough Neagh, Deelder, données non publiées; Morrison, 1929).

Leur voracité est prodigieuse. Dans un aquarium, une anguille de 30 cm a consommé une moyenne de 12 g, soit environ 25 vers de terre, par jour. Une telle anguille peut manger une douzaine de vers d'environ 5 cm de long en quelques minutes, et quelques heures seulement après, sera prête pour en manger d'autres (Berry, 1935).

A cause de leurs importantes implications économiques, les rapports entre la nourriture des anguilles et l'existence des salmonidés ont toujours suscité un grand intérêt. Il est communément supposé que les anguilles cessent de se nourrir chaque année avant la fraie la plus précoce des saumons, et qu'elles ne redeviennent actives qu'après l'éclosion des oeufs (Menzies, 1933; Sinha et Jones, 1967a). Ceci ne s'applique pas toutefois aux oeufs d'omble (Frost, 1952). Menzies (1933) fait référence à un piège à anguilles qui était parfois appâté avec des vers sans aucun succès; mais quand on y plaça la laitance d'un saumon mort, il captura 44 anguilles, entre 11.00 h et 17.00 h, le même jour.

A propos du frai des salmonidés, Berry (1935) a fait remarquer que les anguilles détruisent un grand nombre de chabots et de loches qui se situent parmi les plus sérieux ennemis avec lesquels les alevins et les jeunes saumons ainsi que le frai de truite aient à combattre; mais il doit être douteux que la destruction de tels ennemis puisse augmenter le nombre des petits parrs que les anguilles elles-mêmes consomment. La plus grande partie du frai des poissons blancs demeure près de la surface, ou parmi les herbes, tandis que le jeune parr reste sur le fond, et c'est à cause de cela que les anguilles en consomment probablement une forte proportion.

Un problème analogue existe dans les aires à écrevisse, comme en Suède. Les anguilles sont connues pour attaquer les écrevisses quand elles se sont dépouillées de leur carapace pendant la mue. En ce sens, la présence d'anguilles constitue un certain danger pour les stocks d'écrevisses (cf. Svärdson, 1967).

3.43 Taux de croissance

La croissance des anguilles a été étudiée par de nombreux scientifiques. Aucune détermination précise de l'agénésie possible à partir des écailles; aussi pour cette raison, utilise-t-on le plus

souvent les otolithes, bien qu'il soit parfois difficile de faire une bonne lecture. La méthode la plus récente est celle décrite par Wiedemann Smith (1968). Les exemples suivants ont été obtenus grâce à la lecture d'otolithes.

Frost (1945), qui a travaillé sur les anguilles dans l'aire du Windermere, a trouvé les longueurs moyennes suivantes pour des anguilles d'eau douce: 9,0; 15,4; 19,5; 22,7; 26,4; 32,3; 38,4; 40,8; 43,2; 48,6; 51,8; 55,9; 57,9; 79,9; 76,7; 83,0 et 93,0 cm, respectivement âgées de 1 à 17 ans.

Sinha et Jones (1967) ont fait un rapport sur les anguilles de la rivière galloise Ffraw et ont fourni les longueurs moyennes pour les groupes d'âge successifs (sexes mélangés): 9,4; 16,2; 19,4; 22,4; 26,4; 29,4 et 33,4 centimètres. Les longueurs moyennes des femelles provenant de la même rivière (démarrant après la 4ème période de croissance d'été) ont été: 26,9; 30,1; 35,0; 38,2; 43,2; 45,2; 48,4; 54,3; 60,9 et 63,0 centimètres. Le graphe "femelles" atteint un niveau plus élevé que l'autre et la même caractéristique s'applique aux deux autres populations d'anguilles étudiées par ces auteurs. Il est apparent, toutefois, que les deux graphes courent presque parallèlement, indiquant qu'après une croissance initiale plus rapide des femelles, celles-ci croissent à la même vitesse que les mâles et les anguilles non différenciées.

Deelder (1957a) a calculé, sur les anguilles entrant dans l'IJsselmeer en 1952, une croissance annuelle moyenne initiale de 4 à 5 cm, et d'environ 3,5 cm pour les dernières classes d'âge. Des recherches renouvelées ont toutefois montré que sur une longue période, la croissance annuelle moyenne ne change pas remarquablement et se situe au-dessus de 3 centimètres. Les anguilles vivant dans le Veerse Meer hollandais, ont cependant un taux de croissance plus élevé atteignant une moyenne annuelle de 5 à 6 centimètres.

Dahl (1967) qui conduisit des expériences de stockage dans des étangs danois, trouva un taux de croissance extrêmement élevé; les longueurs moyennes à la fin de la période de croissance d'été, dans les trois premières années après le stockage, furent environ 17,5; 28,9 et 43,9 cm, respectivement.

Contrairement à toute attente, les anguilles des régions méridionales chaudes de l'Europe ne font pas toujours preuve d'une croissance exceptionnellement rapide. Deelder (données non publiées) a étudié les anguilles du delta de la Neretva, en Yougoslavie, et a trouvé des croissances variant d'environ 3,5 à 7,5 cm par an, avec une majorité de 4,5 à 5 centimètres.

Tous les chercheurs sont d'accord sur le fait que les anguilles appartenant au groupe d'âge d'un an présentent des longueurs très différentes: ainsi dans telle aire, telle longueur peut être "occupée" par plusieurs classes d'âge simultanément. "Apprécier l'âge d'une anguille uniquement d'après sa taille constituerait un risque d'erreur de un à cinq ans" (Bertin, 1956, p. 43).

La fréquence des longueurs d'une classe d'âge d'anguilles non-pêchées fait apparaître une distribution normale gaussienne; les points tombent sur une droite quand ils sont reportés sur un papier gaussien (Deelder, 1963; Fig. 2).

Les anguilles de même âge varient en longueur, et les anguilles de même longueur varient en poids. Des exemples de ceci sont donnés dans le Tableau 3, à partir des résultats de Marcus (relevés par Ehrenbaum, 1929), qui travailla sur 5 260 anguilles. Comme le graphe de la relation "longueur-poids moyen" est incurvé (cf. Deelder et de Veen, 1958), Sinha et Jones (1967) utilisant l'équation: $W = aL^n$, transcrirent la relation sur du papier à coordonnées logarithmiques, et obtinrent des lignes droites pour des stocks d'anguilles de différentes aires, les lignes des femelles coïncidant presque avec celles des mâles et des anguilles non-différenciées.

Dans cet esprit, l'étude de Thurow (1959) doit également être mentionnée. Il observa que le facteur K dans l'équation: $G = \frac{K.L3}{100}$ dépend de l'âge, de la saison, de l'environnement et du sexe des anguilles.

Les exemples suivants concernent les tailles maximales que les anguilles peuvent atteindre. Day (1880 à 1884) a mentionné une anguille de 1,12 m de longueur, d'une circonférence maximale de 25,4 cm et d'un poids de 3,3 kilogrammes. Il cite aussi une anguille d'un poids de 4,53 kilogrammes. Nilsson (1860) a mentionné des anguilles de 2,5 à 5,5 kg provenant de Suède. En 1939 une anguille fut capturée dans l'Aller (Allemagne) qui avait une longueur de 1,15 m et un poids de plus de 5,5 kg (Anon., 1939), et Walter (1916) mentionne trois prises d'anguilles pesant 6 kg chacune, en Allemagne.

Bertin (1956, p.51) conclue "que l'augmentation de la taille et du poids des anguilles est davantage une question de nourriture que de n'importe quoi d'autre". Les résultats de quelques recherches montrent que la nourriture et sa composition exercent une influence décisive sur la condition des anguilles.

Wiehr (1932) a travaillé sur la relation entre les graisses entrant dans la nourriture et leurs conséquences biologiques. Aucune différence chimico-histologique ne peut être décelée entre les anguilles "plat bec" et les anguilles "fin bec". La dernière catégorie montre un plus important dépôt de graisse, particulièrement dans

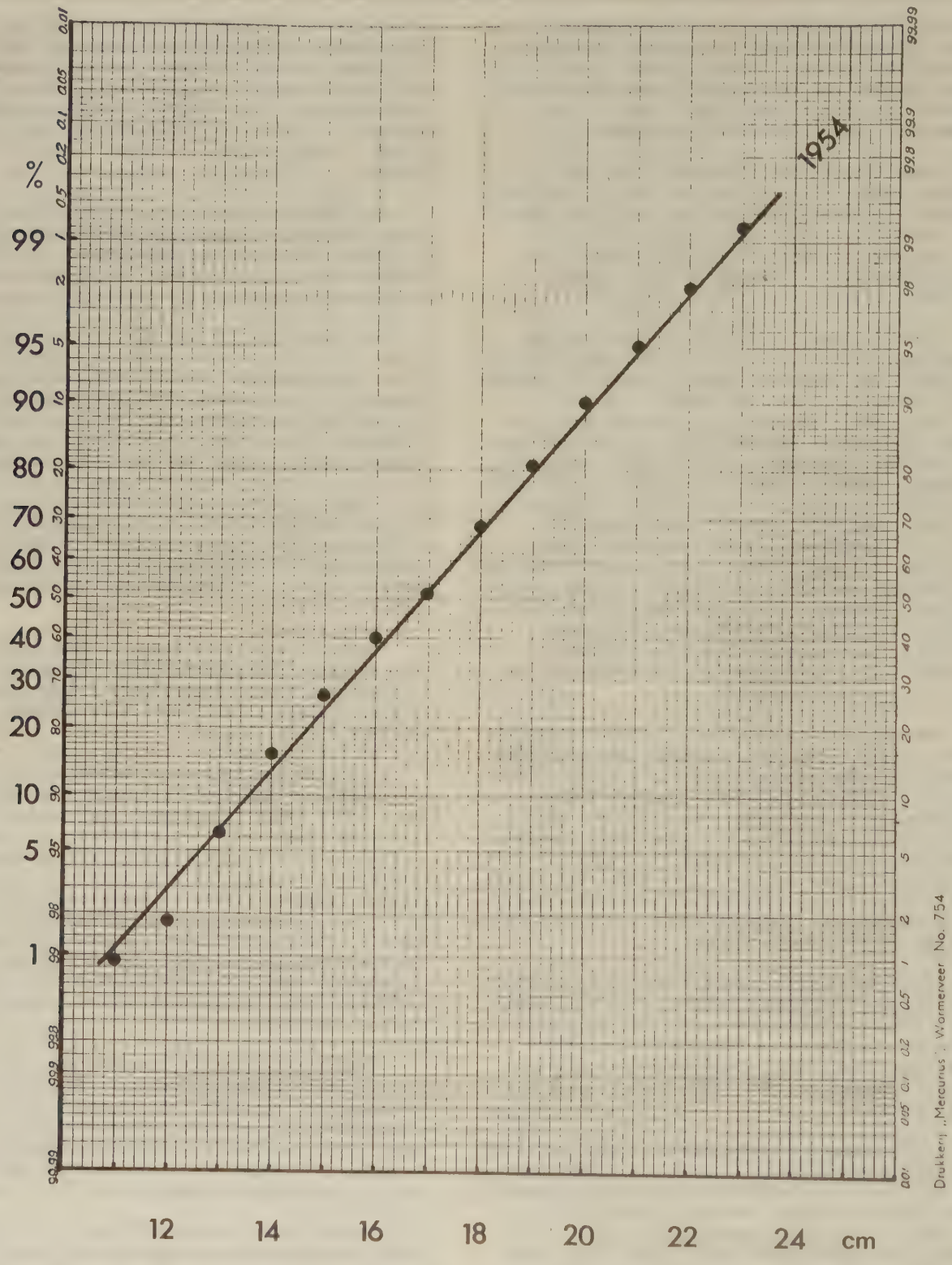

Fig. 2 Fréquence des longueurs d'une classe d'âge non pêchée dans l'IJsselmeer, reportée sur papier gaussien (Deelder, 1963). Longueurs d'anguilles arrondies au centimètre inférieur

TABLEAU III

Relation entre longueur et poids des anguilles (d'après Marcus, in Ehrenbaum 1929)

Longueur (cm)	Nombre d'individus mesurés		Poids moyen (g)		Limites de poids (g)	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
10		10		1,2		1- 2
11		11		1,7		1- 3
12		23		2,5		1- 3
13		38		3,3		1- 5
14		44		3,8		2- 6
15		50		4,6		2- 7
16		55		5,1		3-12
17		71		6,4		3-10
18		123		7,5		4-19
19		159		8,7		4-12
20		150		12,7		6-15
21		188		12,1		7-20
22		196		13,4		5-23
23		198		15,3		9-23
24		256		17,3		11-25
25		362		20,1		12-31
26		379		22,1		14-33
27	312	92	25,5	24,4	15- 43	17- 31
28	237	113	29,2	26,8	19- 45	15- 40
29	210	141	31,8	31,1	20- 46	18- 44
30	187	139	36,0	33,2	22- 49	22- 52
31	127	139	40,0	37,5	27- 56	26- 63
32	84	108	45,5	42,9	29- 63	28- 63
33	37	86	48,2	45,6	34- 66	30- 66
34	23	86	54,5	51,5	45- 75	38- 70
35	11	92	65,5	55,6	52- 93	36- 81
36	10	74	66,0	62,1	57- 75	43- 98
37	5	53	72,4	65,3	64- 95	50-100
38	9	37	82,7	76,5	68-116	51-110
39	3	41	109,3	82,8	100-120	60-104
40	3	27	112,3	90,2	100-125	63-110
41	-	17	-	100,5	-	84-128
42	-	22	-	110,3	-	89-140
43	-	13	-	116,2	-	100-137
44	1	15	150	131,4	-	105-165
45	1	18	157	140,5	-	119-165
46	3	17	175	149,1	160-195	112-197
47	1	15	171	162,7	-	134-202
48	-	22	-	166,0	-	122-230
49	1	12	182	183,5	-	144-220
50	-	19	-	205,3	-	152-287
51	-	14	-	227,0	-	170-303
52	-	26	-	244,4	-	200-295
53	-	23	-	247,4	-	185-327
54	-	27	-	266,4	-	178-413
55	-	29	-	279,2	-	218-340
56	-	25	-	292,0	-	240-340
57	-	25	-	310,4	-	255-375
58	-	23	-	317,0	-	265-405
59	-	24	-	358,4	-	290-425
60	-	22	-	360,2	-	290-440
61	-	18	-	380,9	-	300-460
62	-	5	-	406,6	-	352-520
63	-	8	-	385,0	-	340-420
64	-	5	-	448,4	-	375-595
65	-	4	-	455,8	-	430-470
67	-	2	-	481,0	-	462-500
68	-	2	-	465,0	-	450-480
75	-	1	-	620,0	-	-
76	-	1	-	667,0	-	-

le foie. Les anguilles "fin bec" contiennent jusqu'à 27 pour cent de graisse, les "plat bec" jusqu'à 12 pour cent. La graisse d'anguille "plat bec" consiste essentiellement en glycérides d'acides gras, tandis que la graisse d'anguilles "fin bec" contient davantage d'oléine.

La différence des pourcentages de graisse entre les anguilles "plat bec" et "fin bec" peut être attribuée à la différence d'alimentation: le premier groupe prend la nourriture la plus grasse. D'autre part, la qualité de la graisse d'anguille dépend de la qualité de la graisse de la nourriture.

Thurow (1957) a trouvé 27 pour cent de graisse chez des anguilles de 280 g en été. Les anguilles malades ou blessées, toutefois, ont un beaucoup plus faible pourcentage.

Rien ne permet de conclure qu'une forte densité d'anguilles est une cause de décroissance, pourvu qu'il y ait suffisamment de nourriture. Meyer-Waarden et Koops (1968) relatent un étang sur la rive de la Moselle ayant une densité d'anguilles de 1,8 par mètre carré. La nourriture est disponible en quantité. En dépit de la forte concentration, le poids moyen s'est accru de 76 pour cent en un été: de 93,3 à 164 grammes.

Un taux de croissance négatif a été étudié par Mann (1960), qui conserva des anguilles et des anguilles argentées sans les nourrir en bassin, pendant 3 à 4 mois. Ses anguilles perdirent jusqu'à 20 pour cent de leur poids. La plus grande perte observée fut de 28 pour cent. Les petites anguilles perdent du poids beaucoup plus rapidement que les grosses. C'est également vrai pour la teneur en graisse. Les anguilles, en raison de leur teneur en graisse plus faible, sont par conséquent plus affectée par une perte de graisse que ne le sont les anguilles argentées.

3.44 Métabolisme

Taux métaboliques

Quelques chercheurs ont étudié la consommation en oxygène des anguilles. Krogh (1904) a trouvé une consommation de 40, 45 et 60,5 mg/kg/h à 8°, 16° et 25°C, respectivement. Nicol (1960) a mentionné 63,4 mgO_2/kg/h à 16,5°C. Precht (1961) a trouvé pour deux anguilles conservées à 18°C, des valeurs variant de 49 à 67 mgO_2/kg/heure. Boëtius et Boëtius (1967) ont étudié la consommation d'oxygène d'anguilles argentées captives; à 12,5°C elle s'est élevée jusqu'à 20 mgO_2/kg/heure. A environ 30°C, la consommation était environ de 111 mg/kg/h, après une acclimatation de 3 à 9 jours, et à environ 94 mg quand la période d'acclimatation était comprise entre 10 et 15 jours. A une température de 22 à 25°C, la consommation d'oxygène était d'environ 57 mg/kg/heure. Les auteurs ont conclu que le rythme respiratoire et cardiaque de l'anguille argentée présentait un maximum à environ 25°C.

Il faut attirer l'attention sur l'affirmation de Geyer et Mann (1940) que les poissons conservés ensemble consomment moins d'oxygène que s'ils étaient conservés séparément. Cette opinion est en plein accord avec l'expérience des commerçants d'anguilles qui s'arrangent pour conserver de très nombreuses anguilles dans des bassins, pourvu qu'on les y ait introduites graduellement et non simultanément.

Byczowska-Smyk (1958) a calculé la surface de branchies d'un kg d'anguilles: environ 9 900 cm^2, ce qui est extrêmement faible en comparaison d'autres poissons. Krogh (1904) a par avance expliqué ces différences en montrant que les anguilles respirent par la peau, ce qui fournit environ les 3/5 de l'apport total d'oxygène; cela est rendu possible par un système particulier de capillaires.

Systèmes endocriniens et hormones

Boëtius et al. (1962) ont traité des femelles d'anguilles argentées avec de la gonadotrophine chorionique en combinaison avec des substances oestrogènes. La croissance des ovaires eut lieu, mais les anguilles moururent avant que soit atteint le stade de pleine maturité. Les individus les plus avancés sexuellement avaient des oeufs qui atteignaient jusqu'à 0,56 mm de diamètre et des ovaires d'un poids relatif de 12,6 pour cent. Les nombres correspondants pour les animaux non traités étaient d'environ 0,20 mm et 1,7 pour cent. L'augmentation du poids relatif des ovaires des animaux expérimentés était due en partie à une croissance absolue des gonades, et en partie à une diminution du poids total du corps.

Le traitement a seulement provoqué une légère croissance des yeux, en comparaison des mâles d'anguilles argentées qui avaient été amenés à maturation au moyen de la gonadotrophine seule. Les autres symptomes observés pouvant être considérés comme des indicateurs d'une maturation avancée comprenaient l'atrophie des mâchoires, une "atrophie interne de la tête", et certains changements dans la coloration.

Plus récemment Fontaine et al. (1964) ont réussi a obtenir une fraie expérimentale d'anguille argentée femelle par traitement avec des extraits pituitaires de carpe.

La spermatogenèse a été induite expérimentalement par plusieurs auteurs (cf. Boëtius et Boëtius, 1967). Ces derniers auteurs ont injecté des anguilles argentées mâles avec de la gonadotrophine chorionique humaine. Un cycle sexuel complet a été induit et caractérisé par plusieurs stades. La dimension maximale de l'oeil a été atteinte juste avant la fraie.

Jasinski (1961) et aussi Muir Evans (1940) ont étudié la glande pituitaire de l'anguille. Ce dernier y a découvert certaines modifications liées à la biologie de l'anguille, comprenant le développement des gonades.

En ce qui concerne la régulation osmotique, l'attention doit être attirée sur la compilation de Parry (1966). Quelques points en sont ici cités.

Les modifications les plus frappantes dans la composition des tissus ont été observées durant la vie de l'anguille. Le leptocéphale contient 94 pour cent d'eau, les civelles passant dans les estuaires en ont 86 à 80 pour cent, après une semaine en eau douce 82 pour cent; la diminution de la teneur en eau est associée à l'accumulation de graisse et d'azote, mais aussi à une augmentation des électrolytes:

	Azote organique (g/kg d'eau)	Graisse (g/kg d'eau)
Civelles	25	29,2
Anguilles jaunes	42	40,8

	Electrolytes (mEq/kg d'eau) sodium	potassium	calcium	magn.	chlorure
Civelles	36	670	157	16,2	19,2
Anguilles jaunes	63	890	195	17,1	27,6

Les muscles des anguilles en mer, avant la migration pour la fraie, manifestaient une augmentation de 10 à 15 pour cent d'électrolytes.

L'intégrité de la peau est importante pour le maintien de la stabilité interne. Un contrôle osmotique défaillant se produit si la couverture de mucus n'est plus intacte, comme cela a été observé chez les civelles. Un changement de salinité est suivi par un changement progressif de la concentration du sang; pour une anguille adulte, 50 heures sont nécessaires pour que la concentration du sang se stabilise à sa valeur normale.

Les anguilles argentées ont fait l'objet d'une étude particulière (ref. Parry, 1966). Il apparaît que les canaux alimentaires jouent également un rôle important dans l'osmorégulation. Remplis d'eau de mer, ils absorbent de 18 à 14 pour cent de leur volume, l'eau provenant du milieu. Cet apport passif d'eau était plus important dans les canaux alimentaires d'animaux adaptés à l'eau de mer que de ceux d'animaux d'eau douce. Il y a aussi une sortie passive de sodium provenant de l'intestin à un taux de 16 à 35 pour cent en deux heures. Il est suggéré qu'il y a une perte initiale d'eau du corps dans l'intestin, suivie par une perte de sodium passant de l'intestin dans le sang, et ensuite absorption d'eau à partir du fluide intestinal.

Chez l'anguille argentée la filtration glomérulaire passe d'un taux de 110,5 ml/kg/jour en eau douce à moins de 25 ml/kg/jour en eau de mer; le volume total des urines était respectivement de 84,5 et 15 millilitres. Cette adaptation à un milieu plus salé comprend ainsi à la fois un changement dans le taux de filtration glomérulaire et dans la résorption tubulaire.

L'eau et le chlorure de sodium suivent des gradients osmotiques et ioniques. Les branchies des anguilles adaptées à l'eau de mer perdent dix fois plus vite le chlorure de sodium en eau de mer qu'en eau douce, tandis que celles des anguilles d'eau douce perdent le sel indépendamment du gradient de concentration.

L'emplacement spécifique des échanges de sel a été localisé par Keys et Willmer (1932) dans les cellules acidophiles de l'épithélium branchial, situées à la base des lamelles. Les "cellules de Keys-Willmer" ont fait l'objet d'une recherche conduite par van Dyck (1966). Une notable augmentation du nombre des cellules de Keys-Willmer a été observée chez les anguilles blessées vivant en eau de mer: le nombre moyen de cellules par base de lamelle a augmenté de 3,12 à 4,79. De plus, les cellules changent d'aspect, de dimension et de nombre, au cours des différents stades de la vie des animaux, quand ils sont exposés à des eaux de différentes salinités, qu'il s'agisse de conditions expérimentales ou naturelles.

3.5 Comportement

3.51 Migrations et déplacements locaux

Les migrations paraissent être le phénomène le plus important du cycle vital de l'anguille. En fait, à tous les stades, les anguilles se montrent plus ou moins migratrices, et à l'exception du stade anguille jaune, les autres stades sont tous liés à d'importants déplacements migratoires. Seule l'anguille jaune manifeste des périodes sédentaires distinctes qui sont utilisées pour l'alimentation et l'engraissement.

De ce que l'on sait sur les anguilles, on peut déduire raisonnablement qu'elles sont étroitement liées aux régions maritimes profondes. Quelques espèces ont transféré leur aire d'alimentation de la mer à l'eau douce, et toutes ces espèces manifestent des mouvements migratoires qui sont une conséquence logique de la combinaison: aire de ponte en mer profonde, fort courant océanique partant de cette aire, région côtière atteinte par ce courant, puis eau douce par la croissance et la maturation.

Apparemment, cette combinaison est indispensable pour toutes les espèces migratrices d'anguilles, impliquant que l'histoire particulière de la vie de l'anguille européenne offre une grande similarité avec celle des autres espèces.

Certaines opinions considèrent que l'histoire de la vie de l'anguille européenne est le résultat de la dérive des continents créant un fossé s'agrandissant entre l'Amérique et l'Eurafrique (cf. v. Ubisch, 1924). Nous pouvons considérer ici que les relations entre toutes les espèces d'anguilles et les profondeurs maritimes sont primaires, tandis que les relations de quelques espèces avec les aires d'eau douce sont secondaires. Dans le cas de la dérive des continents, il faudrait considérer qu'avant que la dérive ait commencé, une aire maritime profonde existait déjà entre les continents, laquelle est demeurée proche du continent américain.

3.511 Déplacements migratoires au cours de la phase de larve ou de leptocéphale

Après diverses suggestions formulées par différents auteurs, parmi lesquels il faut certainement mentionner Redi et Spallanzani (cf. Bertin, 1956, p.4-7), ce fut Schmidt (1922, 1923) qui développa une thèse sur les déplacements migratoires des larves d'anguille. Elle était fondée sur les nombreuses données ramassées par lui dans l'Atlantique et la Méditerranée, après sa première découverte de larve en Atlantique au large des îles Féroé, en 1904.

La migration démarre à partir de l'aire de ponte que Schmidt supposait située aux environs des 22 et 30°N, et aux environs des 48 et 65°W, avec la partie centrale située à une latitude d'environ 26°N, coïncidant avec les profondeurs de la mer des Sargasses.

Bertelsen (1967) a défini plus précisément l'aire de ponte pendant l'expédition du DANA en 1966. De nombreuses petites larves furent trouvées en avril dans la partie sud-ouest de l'aire désignée par Schmidt, et là seulement. Comme aucune larve ne fut trouvée en février, lors de la précédente croisière, il en conclua que la fraie commence à la fin de mars dans cette aire, qui est située près de l'intersection du Tropique du Cancer avec le méridien 60°W.

Le trajet de la migration larvaire ne peut être mieux décrit que par les propres termes de Schmidt: "la fraie commence de bonne heure au printemps et se poursuit jusque en été. Les larves, minuscules, de 7 à 15 mm de long, flottent dans les couches d'eau situées à 200 ou 300 m de la surface, dans une zone de température d'environ 20°C. Les larves grandissent rapidement pendant les premiers mois, et au cours de leur premier été atteignent 25 mm de longueur. Elles se déplacent alors vers les couches d'eau supérieures, la grande majorité ayant été trouvée entre 25 et 50 m, et même parfois à la surface elle-même. Elles commencent alors leur voyage vers les rivages de l'Europe, aidées par le déplacement vers l'est des eaux de surface. Durant leur premier été, on les trouve dans l'Atlantique ouest (à l'ouest de 50° de long.,W). Au cours de leur second été elles ont atteint une longueur moyenne de 50 à 55 mm, et la grande masse se trouve maintenant au centre de l'Atlantique. Au cours du troisième été elles sont arrivées au large du plateau continental européen, ont terminé leur croissance et mesurent maintenant 75 mm de longueur, mais demeurent encore comprimées en forme larvaire de feuille d'olivier" (Fig. 3).

En considérant la frêle apparence de Leptocephalus brevirostris, il est évident que cela conduit à une vie planctonique, de telle sorte que sa répartition dépend des mouvements des courants océaniques parmi lesquels le Gulf Stream et le Courant Atlantique Nord sont les plus importants.

Cette hypothèse explique la répartition dans la Méditerranée durant les mois d'hiver, où des larves d'anguille ont été observées aussi loin à l'est que dans le canal de Sicile et le détroit de Messine, transportées là, avec l'eau de l'Atlantique, par les courants méditerranéens de surface, à partir du détroit de Gibraltar, comme Schmidt l'avait déjà supposé en 1912 (Schmidt, 1928; Sverdrup et al., 1952).

En ce qui concerne le voyage atlantique, quelques doutes s'élèvent cependant. Brongersma (1967) a reporté le cas d'une tortue à grosse tête (Caretta caretta (L.)), qui s'échoua aux Shetland, étant juste âgée d'un an, et qui n'a pu être transportée à travers l'Atlantique, que par les courants qui régnaient à cette époque. De plus, en combinant les données sur les déplacements des débris ayant flotté à partir des eaux atlantiques de l'Amérique jusqu'aux côtes européennes, un chercheur précédent a estimé à 13-17 mois la durée du voyage. Cela coïncide parfaitement avec la dimension des plus petites tortues rencontrées dans les eaux britanniques. En raison d'évidences océanographiques le temps le plus court nécessité par un objet flottant pour dériver du détroit de Floride jusqu'en Grande Bretagne, peut être estimé à 10 mois, et quelques tortues peuvent avoir accompli la traversée dans ce temps, mais si les circonstances sont moins favorables, le voyage prendra un an ou même davantage.

Cette évidence, soulevée par Brongersma, ne correspond pas, à première vue, aux idées de Schmidt sur la traversée de l'Atlantique par les leptocéphales, et par conséquent, ce sujet nécessite d'autres recherches.

Comme première conséquence de l'influence du Gulf Stream et du Courant Atlantique Nord, les larves d'anguilles, et par suite les civelles, doivent être en nombre plus important là où le principal flot du Courant Atlantique Nord rencontre les côtes du continent européen. On explique

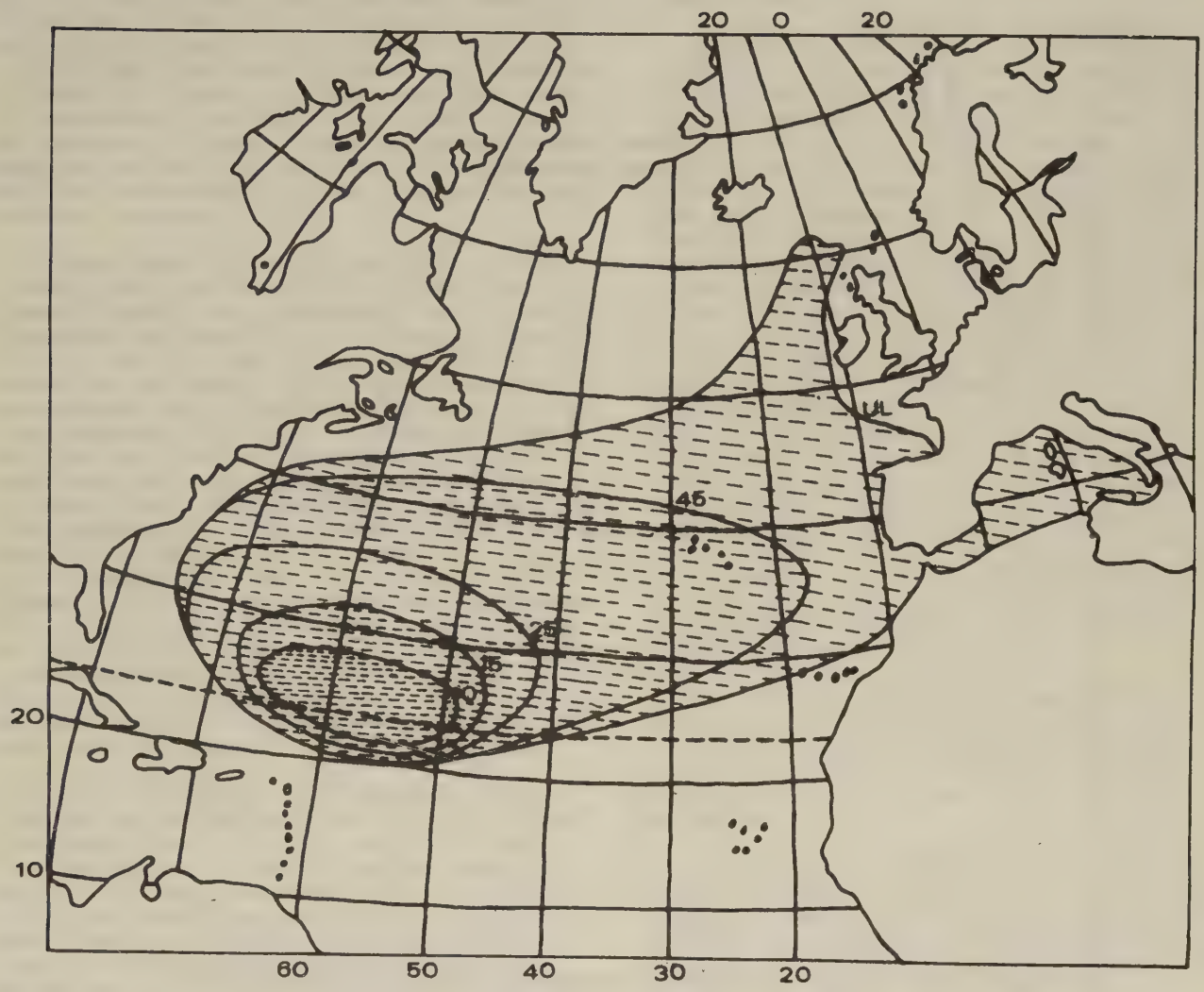

Fig. 3 Distribution supposée des larves d'anguille dans l'Atlantique (d'après Schmidt, 1928). Les lignes sur les parties en pointillé montrent les limites de présence des larves; c'est-à-dire que les larves de moins de 10 mm ont été trouvées jusqu'à la courbe 10; L.N.M. indique le limite des larves non-métamorphosées

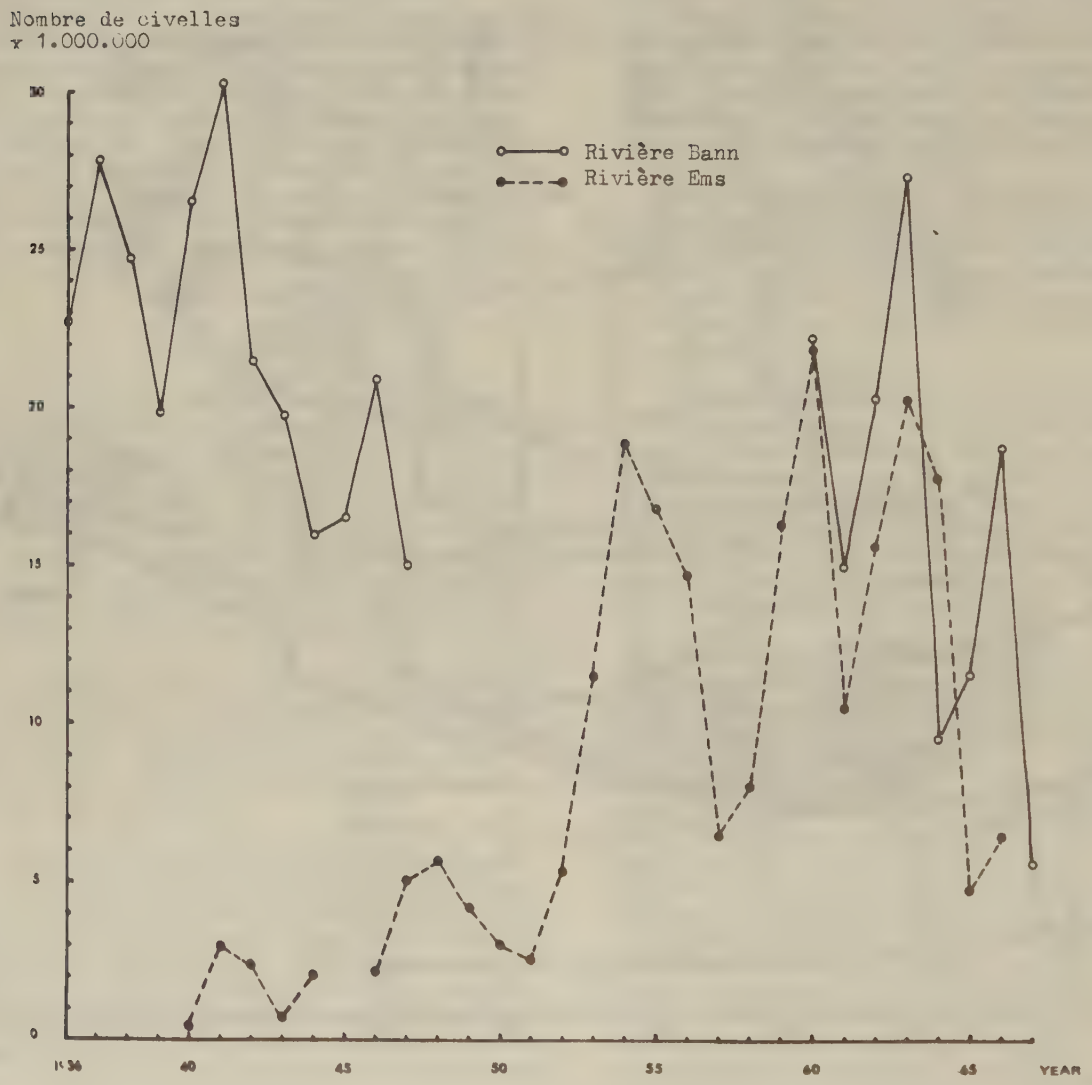

Fig. 4 Graphes montrant le nombre de civelles capturées annuellement dans la rivière irlandaise Bann, et dans la rivière ouest-allemande Ems. La dernière série a été déduite de données concernant le poids, publiées par Wiehr (1967); d'après la présomption qu'un kg de civelles contient 3 500 individus

généralement par cette interaction la grande abondance de civelles dans l'Europe du sud-ouest. Une autre particularité peut également dépendre du système de transport atlantique. Il est bien connu que les quantités de civelles varient considérablement d'une année à l'autre. La Figure 4 en fournit un exemple typique. Des différences si importantes peuvent être dues à des renverses des branches du Courant Atlantique Nord, de telle sorte que selon le courant, parfois plus, parfois moins de larves d'anguille sont transportées vers certaines régions.

Etant donné qu'il n'y a pas moins de trois classes d'âge complètes de larves d'anguilles lors du voyage en mer, elles constituent le poisson migratoire par excellence. Nous devons toutefois attirer l'attention sur le fait qu'elles ne migrent pas activement en utilisant leurs forces propres pour mener à bien des mouvements orientés. Leur migration est entièrement due à des transports par des courants océaniques. C'est seulement quand elles ont entièrement terminé leur croissance dans l'océan Atlantique que les larves font preuve d'activité en demeurant dans le voisinage et à l'ouest de la courbe des 1 000 m de profondeur qui contourne le continent européen (Schmidt, 1928). (Aucune donnée sur ce phénomène n'est connue dans l'aire méditerranéenne.) Ici elles s'arrêtent et ici elles se métamorphosent, c'est-à-dire qu'elles se transforment en civelles sur une période couvrant plusieurs mois, en automne. Après cette transformation la migration est reprise en hiver.

Il est intéressant de s'appesantir sur la capacité des leptocéphales de reconnaître l'aire d'une profondeur de 1 000 m, pour interrompre leur migration et y demeurer quelque temps pour se métamorphoser. Dans cette perspective l'attention doit être attirée sur l'idée de Westenberg que de nombreux téléostéens pélagiques sont capables de discerner différentes profondeurs. Westenberg (1952) a montré que certains poissons indonésiens sont capables de nager parallèlement à la côte; ils sont même capables de se maintenir à une certaine courbe de profondeur (comme le font les leptocéphales). Il a expliqué ce phénomène, non comme une conséquence du ressac, mais comme une conséquence de la surface ridée de l'eau qui envoie des vibrations vers la profondeur, lesquelles sont réfléchies par le fond. Il en résulte une résonnance d'une longueur d'onde moyenne égale à quatre fois la profondeur, de telle sorte qu'une résonnance particulière à basse fréquence correspondra à une certaine profondeur, laquelle résonnance devrait être discernable par le système auditif ou la ligne latérale du poisson.

3.512 Migration des civelles

Pendant la période séparant la métamorphose des larves en civelles et celle des civelles en anguilles, les civelles ne se nourrissent pas (Johansen, 1905). Il en résulte qu'elles diminuent de taille.

Grassi et Calandruccio (1897) par des expériences conduites en aquarium, ont montré que la métamorphose des larves d'anguilles en civelles était accompagnée d'une diminution d'épaisseur et de longueur. La caractéristique des civelles arrivant en début de saison est bien connue: elles sont plus grandes que celles qui arrivent plus tard. Johansen (1905) a mesuré des civelles dans la mer du Nord, au large du Danemark et a trouvé une différence d'environ 6 mm entre les longueurs moyennes au départ et à la fin de la saison. Des observations semblables ont été faites par Paget (1923, voir aussi Lübbert, 1930), Heldt et Heldt (1930), qui ont observé une différence de 6 mm entre les longueurs moyennes des civelles, et Menzies (1936) qui a publié des graphes sur les longueurs des civelles atteignant l'Irlande du Nord, montrant une décroissance de presque 4 cm pendant la saison. De plus Menzies a remarqué que les civelles sont beaucoup plus minces à la fin de la saison, qu'auparavant. On peut raisonnablement en conclure que la détérioration pendant la phase de métamorphose est progressive jusqu'à ce que l'alimentation redémarre, et Schmidt (1906) estime la perte totale à 1 cm, en un an environ.

Selon Bertin (1956), les quantités de civelles atteignant la côte sont périodiques, non seulement annuellement mais aussi tous les 6 ans. A son avis, toutes les variations d'abondance trouvent leur origine dans celles des grands courants.

Cependant les captures de civelles à Den Oever (Pays-Bas), effectuées depuis 1938 exactement de la même façon, ne révèlent aucune périodicité. On peut tirer la même conclusion des captures effectuées sur la rivière Bann (Irlande du Nord), et sur la Severn (Angleterre) (cf. Deelder, 1952) (Fig. 4).

La migration des civelles a souvent soulevé un intérêt considérable, et par conséquent a fait l'objet souvent d'études scientifiques, plus particulièrement dans les eaux littorales, où les recherches pouvaient être conduites plus facilement. Ces résultats, avec quelque peu d'extrapolation, conduisent à une tentative d'hypothèse.

Parce que l'aire de métamorphose dans l'Atlantique se situe à la lisière du plateau continental, la migration s'y manifeste principalement dans des zones soumises à l'influence de la marée, et par conséquent, on peut penser qu'il existe une relation entre la migration des civelles et les marées. Les études conduites dans les eaux littorales de la mer du Nord ont montré que les civelles y utilisent les mouvements des marées,

mais il ne faut pas oublier qu'un grand nombre de civelles migrent chaque année en Méditerranée où l'influence de la marée est pratiquement nulle. Néanmoins les civelles cherchent à atteindre des aires aussi éloignées que l'Egypte ou le nord de l'Adriatique, en hiver ou tôt dans le printemps. Il est dommage que des connaissances détaillées sur la migration en Méditerranée fassent défaut, car, à notre avis, des résultats en provenant pourraient éclairer la nature de la migration de la civelle en pleine mer. A cet égard, les observations de Paget (1923; voir aussi Lübbert, 1930) méritent l'attention. Il a remarqué qu'en Egypte, la migration des civelles s'effectue en deux vagues distinctes, séparées par quelques mois. Ce phénomène contraste avec la situation de l'Europe occidentale et de la Méditerranée occidentale, et à notre avis, suggère que les civelles atteignent l'Egypte via deux différentes routes de migration dans la partie est de la Méditerranée.

Selon Schmidt (1906), on peut trouver des civelles chaque année dans l'Atlantique de septembre à novembre, et nous pouvons supposer que la migration des civelles démarre, dans cette période, à partir de l'aire de métamorphose vers les eaux intérieures. Schmidt a aussi fourni une carte de l'Europe occidentale, complétée plus tard par Walter (1910) montrant les emplacements et les mois les plus importants de l'immigration. De telles données permettent de calculer la vitesse de migration en mer. Le dernier essai fut fait par Meyer-Waarden (1965) qui mentionna une vitesse de 7 km/jour, mais ce ne peut être qu'un résultat grossier si l'on considère les incertitudes du début et de la fin de la migration. Pour le montrer, un exemple peut être avancé: Schmidt (1906) a fait état de l'immigration dans la Severn (Angleterre) en février; Creutzberg (1961) et Meyer-Waarden (1965) l'y situe en décembre, et l'opinion commune dans la région de la Severn est que l'immigration des civelles y commence en avril.

Rien de concluant n'est connu sur le démarrage de la migration des civelles en mer; la fin de la période, quand les civelles touchent le continent, est fortement influencée par la température de l'eau (Tableau IV). Il est certain que les hivers doux les civelles, p.ex., aux Pays-Bas,

TABLEAU IV

Dates auxquelles les civelles ont été aperçues pour la première fois dans l'année à Den Oever (Pays-Bas), de 1938 à 1950, et température de la mer près des côtes, en face de Den Oever (d'après Deelder, 1952)

	Civ.	Temp.°C		Civ.	Temp.°C		Civ.	Temp.°C		Civ.	Temp.°C
	1938			1939			1940			1941	
6.III	-	5,1	22.II	-	4,1	29.III	-	4,4	14.III	-	3,9
	-	5,5		-	4,1		-	4,8		-	3,9
	-	5,6		-	4,5		-	4,6		-	4,0
	-	5,8		-	4,5		-	5,4		-	4,2
	-	6,1		-	4,6		-	5,8		-	4,1
	-	6,2		-	4,6		-	5,6		-	4,2
12.III	23	6,0	28.II	43	4,4	4.IV	83	5,8	20.III	5	4,7
	1942			1943			1944			1946	
6.IV	-	4,7	27.II	-	5,1	15.III	-	4,1	5.II	-	4,2
	-	5,4		-	5,2		-	4,3		-	4,3
	-	5,3		-	5,5		-	4,6		-	4,5
	-	5,5		-	5,7		-	4,7		-	4,8
	-	5,1		-	5,9		-	4,8		-	4,7
	-	5,4		-	5,0		-	4,7		-	4,3
12.IV	2	6,0	5.III	11	5,4	21.III	3	4,7	11.II	3	4,7
	1947			1948			1949			1950	
5.IV	-	4,6	11.III	-	4,5	11.II	-	4,1	3.III	-	4,7
	-	4,4		-	4,8		-	4,4		-	5,1
	-	4,4		-	5,0		-	4,3		-	5,3
	-	3,7		-	5,1		-	4,7		-	5,3
	-	4,4		-	5,3		-	4,9		-	5,0
	-	4,2		-	4,3		-	4,9		-	5,3
11.IV	5	4,8	17.III	3	5,5	17.II	6	4,7	9.III	16	5,6

arrivent aussi tôt qu'en janvier. En supposant la même époque de départ, cela conduirait à la conclusion que les civelles sont capables d'atteindre une vitesse de migration en mer beaucoup plus grande que celle que Meyer-Waarden a trouvée. Il est difficile d'imaginer que des animaux aussi minuscules peuvent réussir à atteindre une telle vitesse en utilisant leur propre force, cette considération conduisant à la supposition que les civelles doivent utiliser les courants marins, c'est-à-dire ceux des marées, pour leur transport.

Comme déjà mentionné, la migration des civelles dans les estuaires a fait l'objet de plusieurs études. Deelder (1960) de 1946 à 1951, également Creutzberg (1961) de 1955 à 1957, ont observé le phénomène qui, superposé à une migration périodique verticale jour-nuit, fait que les civelles nagent dans les couches d'eau superficielles à marée montante et se cachent au fond à marée descendante, causant ainsi des mouvements migratoires intenses lorsque la marée montante coïncide avec l'obscurité. Il est ainsi évident que les civelles font la discrimination entre les deux marées lorsqu'elles migrent dans les estuaires. Le fait qu'en pleine mer, elles se laissent transporter par les mouvements d'eau et demeurent près du fond durant tout mouvement d'eau de direction opposée au sens de la migration, comme Creutzberg (1961) l'a supposé, est encore une question à débattre. Un tel phénomène toutefois ne constituerait pas un cas isolé, puisque de Veen (1967) a montré que les soles (Solea solea) font la différence entre différentes directions de courant de marée dans la mer du Nord.

Pendant la migration en estuaire, Deelder (1952, 1960) n'a pu trouver de relation entre les déplacements de civelles et les gradients de température ou de salinité. En ce qui concerne la température, il est quelquefois supposé que les différences de température sont responsables de la migration des civelles de la mer vers les estuaires. L'eau plus chaude d'un estuaire "attirerait" les civelles hors de la mer plus froide. Que cette opinion ne soit pas vraie dans tous les cas, est mis en évidence par les chiffres publiés par Postma et Verwey (1950) sur la température de l'eau en un certain point de la mer du Nord, à l'embouchure de la Waddenzee. et dans la Waddenzee. Ils montrèrent qu'au moment précis de la migration la plus intense (mars à avril), la température est la même en tous les lieux, de telle sorte qu'il ne peut exister d'attraction par une eau plus chaude dans l'estuaire de la Waddenzee.

Dans une série d'expériences bien conçues, Creutzberg (1961) n'a pas obtenu de résultats satisfaisants lorsqu'il a essayé d'établir une relation entre les changements de salinité et l'activité des civelles; il a même observé une indifférence manifeste envers la salinité. D'un autre côté, il a pu déclancher un comportement de nage à marée montante et de nage à marée descendante en augmentant ou en diminuant l'odeur de l'eau continentale, prouvant par là que l'odeur de l'eau continentale est un facteur permettant de discriminer les marées dans un estuaire. (On ne peut cependant affirmer que ce facteur provoque une activité quelconque en pleine mer, aussi, s'il est prouvé que les civelles y possèdent la faculté de différencier les marées, ce doit être dû à un autre facteur.) Après être parvenues dans un estuaire ou dans une aire qui peut être considérée comme un estuaire, les civelles arrivent à une étape de leur migration au cours de laquelle a lieu la seconde métamorphose ou la période transitoire. Les facteurs qui caractérisent l'aire de transition ne sont pas encore entièrement connus, mais on peut supposer que la salinité et la température de l'eau sont les plus importants.

Creutzberg (1961) a fait ressortir que dans une telle aire de transition les civelles sont transportées çà et là par les courants de marées (s'ils existent), de telle sorte qu'elles demeurent dans la même masse d'eau à 8–11 pour mille de Cl et à une température d'environ 4°C et plus.

Un abaissement de température ou une élévation de salinité suscitent des comportements analogues, et réciproquement. Deelder (1952) a noté la disparition des civelles dans une certaine région au cours d'un froid soudain. Creutzberg (1961) a noté que non seulement pendant un coup de froid soudain, les civelles arrêtent leur migration plus près de la mer que normalement, c'est-à-dire dans une aire à plus forte salinité, mais encore fit la remarquable observation que dans ces circonstances, la migration de marée descendante était plus importante qu'à marée montante, ce qui implique que de nombreuses civelles faisaient retraite de l'eau saumâtre. (Ceci montre encore l'usage élaboré que font les civelles des mouvements de la marée.)

De ce qui vient d'être dit, il est évident que l'aire d'étape dans la migration ou la transition ne peut être spatialement fixe chaque année. Il est certain que dans des conditions particulières, spécialement tard dans la saison, les civelles remontent aussi haut que possible, c'est-à-dire jusqu'à des barrières telles que barrages ou écluses. Deelder (1958, 1960) eut l'occasion

d'observer plusieurs aspects de la transition dans une telle aire, c'est-à-dire aux écluses de Den Oever, Pays-Bas. Ces observations peuvent être commentées ici brièvement, puisque la transition semble être un stade important de la vie des civelles. Elle sépare la migration en mer de celle en eau douce, et apparemment est nécessaire pour amener les civelles aux nouvelles conditions de vie en eau douce.

A cet emplacement, chaque saison de civelles à partir de 1938, toutes les nuits, un coup d'épuisette (1 m^2 de surface) fut donné toutes les deux heures, dans une eau de 5 m de profondeur environ. Les captures (Tableau V) fournissent non seulement une comparaison du nombre de civelles capturées dans cette aire saumâtre, pendant plusieurs années consécutives, mais encore révélèrent plusieurs particularités: p.ex., que sous certaines conditions, les civelles peuvent être présentes dans une eau à température aussi basse que 1 à 2°C, mais qu'elles arrivent de préférence dans cette aire quand la température est d'environ 4°C, comme nous l'avons déjà appris (Tableau IV). L'un des faits les plus importants fut l'activité des civelles dans les couches d'eau superficielles, qui, ici également se montrait la plus intense durant la nuit (Fig. 5a et 5b). De Veen (cf. Deelder, 1952) a calculé la valeur moyenne de cette activité nocturne au cours de quatre quinzaines consécutives, et a montré qu'elle est principalement déterminée par le début et la fin du crépuscule (Fig. 6). Le jour, les civelles s'enfouissent dans le substrat, ou se retirent à une plus grande profondeur d'environ 20 à 30 m, si elle existe (Deelder, 1960). Dans cette optique, les expériences de van Heusden (1943) peuvent être mentionnées. Il a conservé en aquarium pendant longtemps des civelles, et en éteignant et allumant la lampe de la pièce où se trouvait l'aquarium, chaque jour une heure plus tôt, il obtint finalement une nuit artificielle, et par conséquent "de nuit" une activité diurne des civelles, et réciproquement.

TABLEAU V

Nombre des civelles capturées annuellement à Den Oever, Pays-Bas, à l'épuisette

Années	Nombres
1938	7 806
39	26 028
40	4 873
41	5 502
42	5 433
43	6 375
44	16 340
45	-
46	2 436
47	1 564
48	1 495
49	2 046
50	2 247
51	6 407
52	41 626
53	7 046
54	11 428
55	20 376
56	4 249
57	10 249
58	48 600
59	20 677
60	19 430
61	20 036
62	33 476
63	27 077
64	14 005
65	38 255
66	8 861
67	14 650
68	10 433
69	6 979

Une comparaison des captures faites à l'autre extrémité de l'Afsluitdijk a montré qu'il n'existe aucune relation entre le comportement et phases de la lune, bien que cela soit souvent allégué. Cette dernière opinion est probablement influencée par les situations locales dans lesquelles les mouvements des marées, qui dépendent des phases de la lune, jouent un rôle décisif (Deelder, 1952).

De notables différences de comportement entre les civelles nouvellement arrivées et celles qui ont été présentes un certain temps, ont été montrées grâce à des observations régulières dans l'aire de transition, et conduisent à une représentation de l'étape de transition au cours de la migration. Ces différences se rapportent, entre autres caractéristiques, à des mouvements verticaux, un comportement de groupe, la lumière artificielle, le courant d'eau douce et sa direction, phénomènes qui ont été vérifiés par des expériences en aquarium (Deelder, 1958, 1960).

Après leur arrivée en estuaire, les civelles font preuve de tendances graduelles à nager en surface et à former des bancs, se déplaçant de préférence le long des rives. Bien que les civelles nouvellement arrivées ne manifestent pas la moindre inclination de migrer contre le courant d'eau, et même qu'elles essayent de s'en sortir si elles s'y trouvent par accident, elles manifestent une préférence graduelle pour l'eau douce. Ce renversement particulier des tendances a fourni l'occasion d'amasser des renseignements pendant la période de transition en aquarium, concernant le pourcentage de civelles nageant contre, ou dans le sens d'un courant d'eau douce, indiquant par là leur "volonté" d'arrêter ou de retarder leur migration vers l'intérieur (Fig. 7).

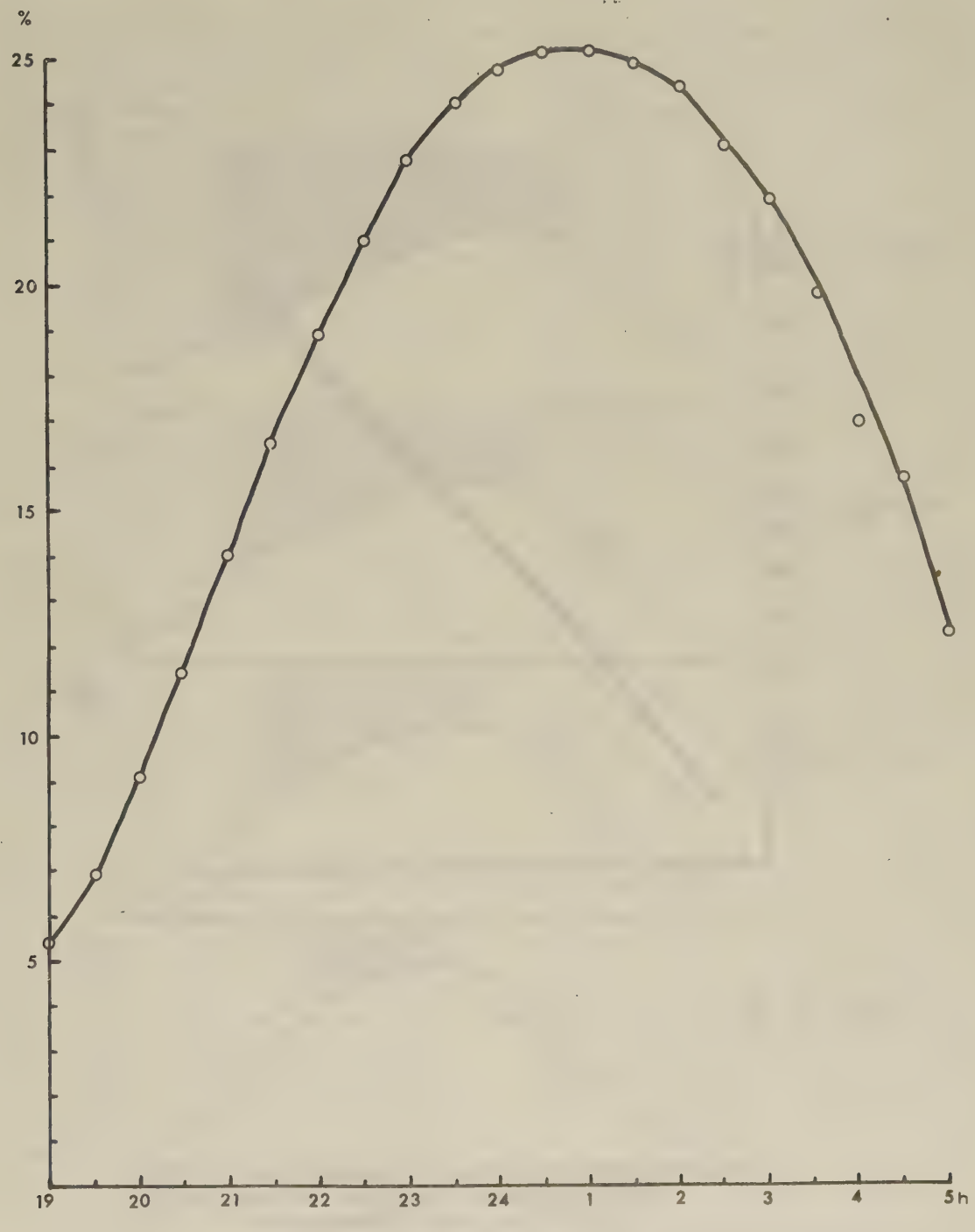

Fig. 5a Décours moyen de l'activité nocturne des civilles à Den Oever, Pays-Bas, pendant les années 1938-1949. Pendant la saison, les civelles nageantes y ont été capturées avec une épuisette de 1 m^2, ramenée directement du fond vers la surface, chaque nuit, toutes les deux heures, au même emplacement, juste en face des écluses (voir également Fig. 4). (D'après Deelder, 1952)

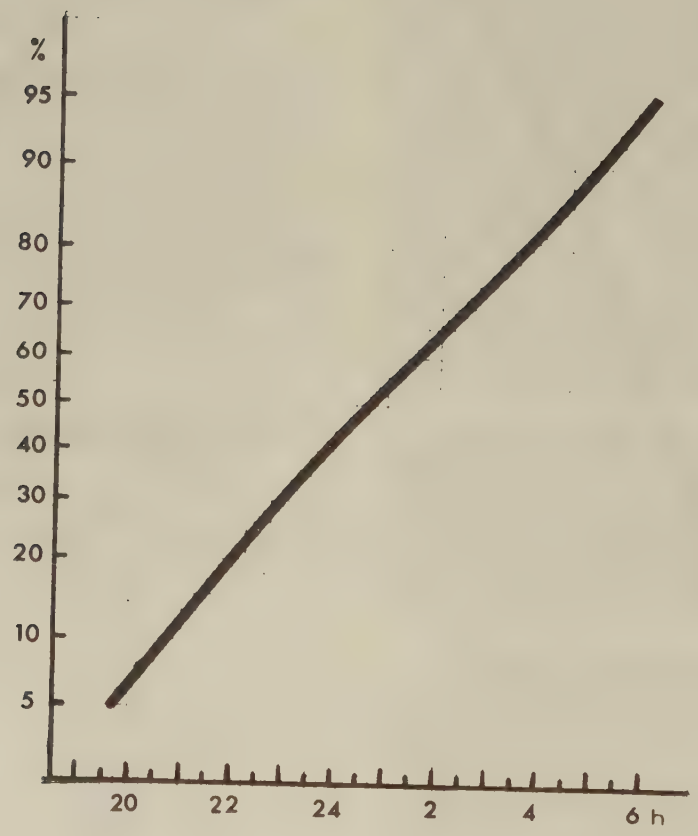

Fig. 5b Courbe de la Fig. 5a construite sur papier gaussien. Le graphe est presqu'en ligne droite, ce qui indique que le précédent est de forme presque normale

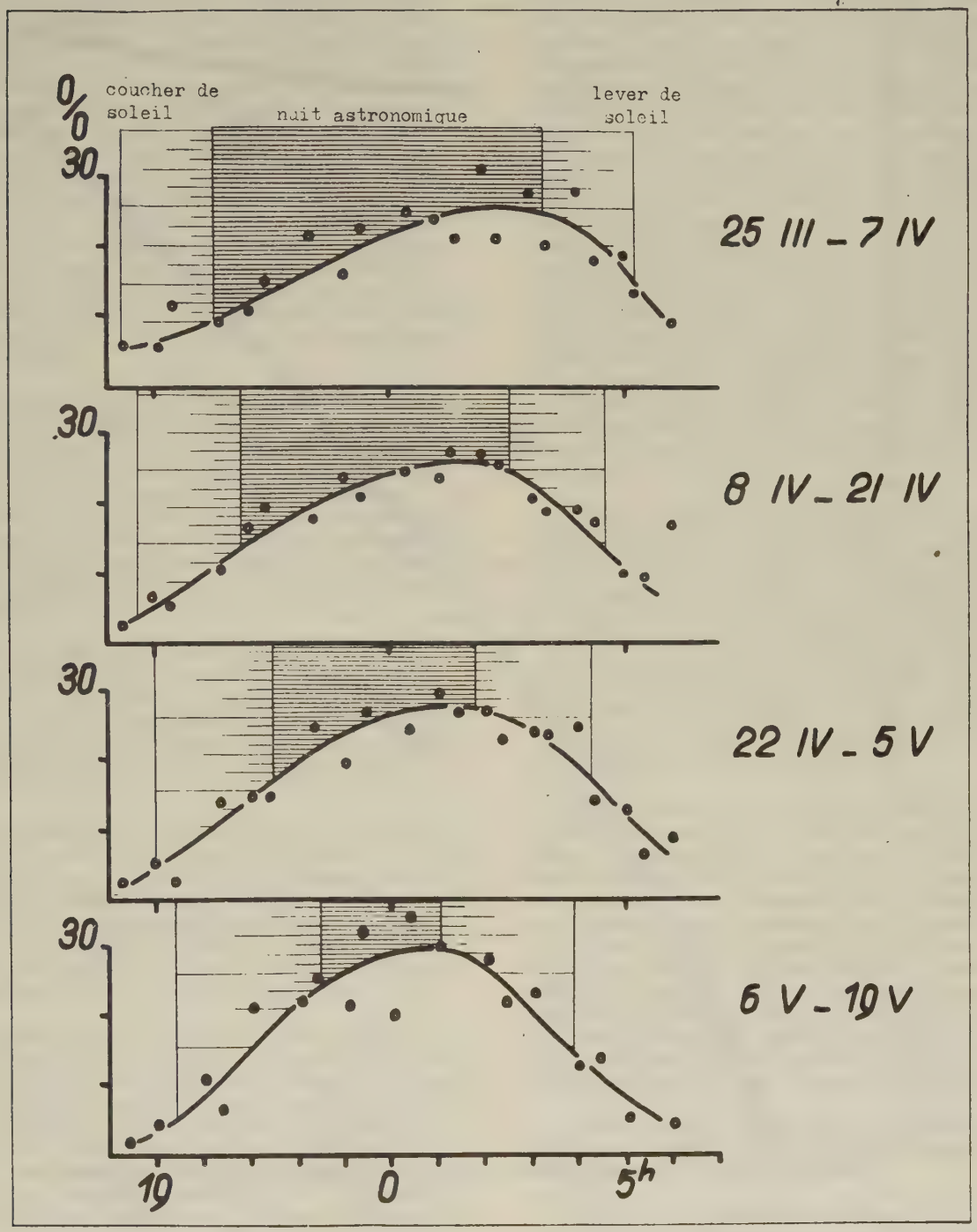

Fig. 6 Décours moyen de l'activité nocturne des civelles à Den Oever, Pays-Bas, pendant quatre quinzaines consécutives, à la saison des civelles (voir également Fig. 5a). (D'après Deelder, 1952)

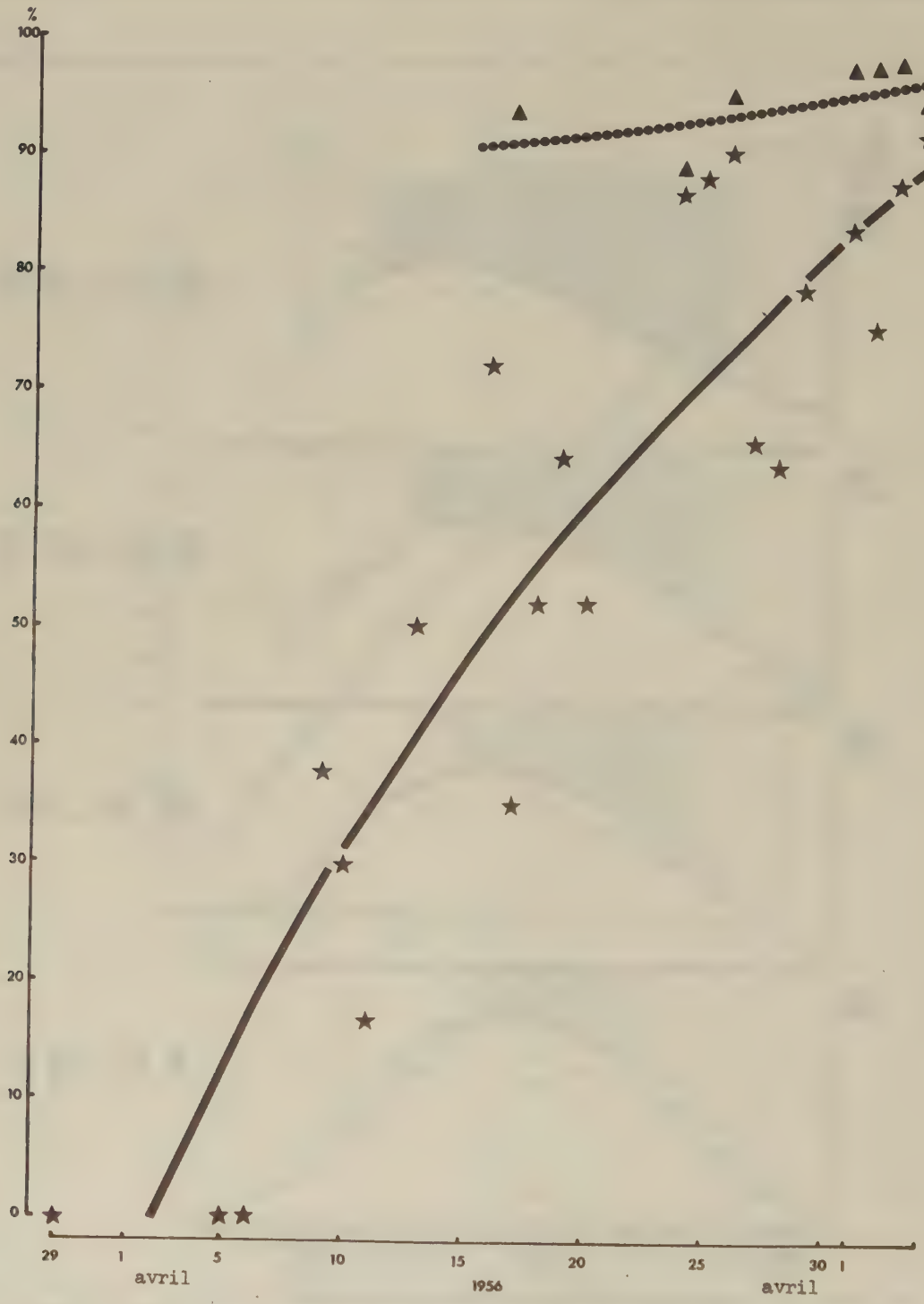

Fig. 7 Pourcentages des civelles demeurant dans un petit aquarium, alimenté par un courant d'eau douce constant. Le graphe inférieur se rapporte à des civelles récemment capturées en mer à l'épuisette. Le graphe supérieur se réfère à des civelles capturées alors qu'elles remontaient un filet d'eau douce. Toutes les expériences ont duré 15 minutes, excepté les trois premières de la série inférieure. Là, les civelles ont disparu en 50, 100 et 140 secondes respectivement (d'après Deelder, 1958)

Une autre méthode pour rechercher jusqu'à quel point une civelle a changé de comportement, consiste à l'éclairer violemment quand elle nage en surface. C'est seulement à la fin de la période de transition que les civelles sont attirées par une forte lumière. Elles sont au contraire repoussées par une forte lumière en début de période, alors qu'elles sont cependant attirées par une faible lumière, qui les induit à se rassembler à une petite distance sous la surface, dans le cercle de lumière. Les pêcheurs de civelles dans les estuaires connaissent parfaitement bien ce phénomène, et pour cette raison, utilisent une chandelle ou une faible lumière de lampe à pétrole pour obtenir de meilleures captures. Deelder (1958) a décrit ces circonstances pour la Severn.

A ce propos, il faut mentionner que de Veen (communication personnelle) a fait des observations préliminaires avec un aquarium de civelles partiellement couvert, au début de la période de transition, en utilisant une lampe à pétrole mobile de faible éclairement. Il montra que les civelles, à ce stade, sont attirées seulement par une certaine intensité lumineuse, et sont repoussées quand cette intensité (faible) est augmentée ou diminuée.

Les phénomènes se manifestant pendant la période de transition indiquent indubitablement que dans les estuaires les civelles arrêtent leur migration pendant quelque temps et la reprennent après qu'une modification physiologique présumée ait eu lieu, qui aboutit à une adaptation à la vie en eau douce.

Cet arrêt dans la migration est très apparent dans les petits ruiseaux qui coulent directement dans la mer. M. D. O'Leary (communication personnelle) d'Ardnacrusha (Irlande), a établi à cet égard: "Nous constatons que de nombreuses civelles arrivent au confluent de l'eau saumâtre et de l'eau douce en février, mais ne pénètrent habituellement en eau douce qu'en mai ou juin..."

Deelder (1960) a observé que les civelles, quand elles pénètrent dans des évacuations d'eau artificielles, n'ont pas besoin de migrer en surface. Au contraire, à ces emplacements, elles semblent préférer migrer au fond. Si cela n'est pas possible, plusieurs jours supplémentaires s'écouleront avant que les civelles démarrent leur migration en surface, c'est-à-dire à 7°C, selon les observations répétées de Deelder (1954a).

Une fois que les civelles ont définitivement atteint une aire d'eau douce[1], leur migration, si elle se poursuit, se continue en surface. L'orientation de ces civelles semble être un phénomène complexe. Dans les aires d'eau parfaitement calmes et non-éclairées (c'est-à-dire complètement recouvertes) les observations au flash de Deelder (non publiées) ont permis de découvrir que les civelles sont expertes pour s'orienter le long des rives. Si une telle aire est close (p.ex., une écluse) cette caractéristique se manifeste par une nage incessante en rond, à une vitesse d'environ 10 à 15 cm/seconde. En raison de l'absence totale de lumière, une orientation visuelle est impossible, et c'est pour cette raison qu'il est présumé que le système de la ligne latérale joue un rôle important dans l'orientation. Il ne permet pas seulement la localisation de la berge directrice, même à une distance de 1 m ou plus, mais aussi d'éviter des objets faisant obstacle devant. Bien entendu cette supposition n'implique pas que l'orientation visuelle, quand elle est possible, n'est pas utilisée.

L'orientation visuelle des civelles migrant vers l'amont aurait pu être possible dans la situation suivante (Deelder, données non publiées). En 1955, la reconstruction de la passe à poissons et à civelles du déversoir de la Meuse à Lith, Hollande, fut terminée. Les civelles qui avaient remonté la passe avec succès choisirent soit de suivre la berge de la rivière à leur droite, soit la digue de béton entre la passe à civelles et le déversoir à leur gauche. (Il était clair que la berge à droite était trop éloignée (2 m) pour être aperçue par le dernier groupe.

Il en résulta qu'à l'extrémité de la digue, toutes les civelles la contournèrent et par conséquent nagèrent vers le barrage et son importante surverse, qui balaya les civelles à nouveau vers l'aval. Pour empêcher cette conséquence inattendue il fallut construire un écran, partant de la digue vers la berge de la rivière sur une distance d'environ 20 centimètres. Alors les civelles suivirent d'abord la digue, puis l'écran (toujours à leur gauche) et à l'extrémité de l'écran s'élancèrent vers la berge à leur droite, berge qui était dûment suivie par leurs congénères, dont elles avaient été récemment séparées.

Une situation à peu près semblable a été décrite par Tesch (1965) au sous-oeuvre du déversoir de l'Elbe à Geesthacht.

Dans les circonstances naturelles la migration continue des civelles a généralement lieu en rivière et peut couvrir des distances considérables. Aux Pays-Bas, les civelles migrant en

1/ Il faut garder en esprit que le terme "eau douce" est utilisé isolément ici pour distinguer les eaux colonisées, de la mer, sans considération de salinité. A cet égard nous devons nous souvenir que l'immigration des civelles peut également se produire dans une eau très saumâtre et même salée, p.ex., le lac de Tunis (Heldt, 1928; Heldt et Heldt, 1929). Une telle connaissance, combinée à celle des résultats des expériences de Creutzberg (1961), renforce fortement l'idée que ce n'est pas la salinité, mais l'odeur de l'eau qui influence la migration des anguilles vers l'intérieur.

surface ont été observées à une distance à partir de la mer de 120 km (Deelder, 1960), dans une aire, toutefois, qui était encore sous l'influence des mouvements de marée, de telle sorte qu'elles auraient pu profiter des marées montantes.

A cause de leur visibilité, qui n'est pas moindre aux obstacles qui doivent être franchis, les bancs de civelles attirent toujours beaucoup d'attention. Quelques brillantes descriptions en ont été données, parmi lesquelles celle de v. Siebold (1863), et de nombreuses tentatives ont été faites pour mettre en corrélation leurs apparences avec des facteurs externes. Un banc de civelles est manifestement le résultat final d'une réponse simultanée de masses de civelles à des influences externes dans l'estuaire, tandis que la berge directrice (de la rivière) agit comme un facteur de concentration. L'étude d'un banc de civelles qui a été aperçu devrait par conséquent avoir commencé avant l'estuaire.

Des données statistiques sur les mouvements de civelles au déversoir d'Herbrum, dans la rivière Ems, ont été analysées par Meyer et Kühl (1952 à 1953). Ils en ont conclu que les phases de la lune, la température de l'air, la pression atmosphérique, les conditions de temps, la salinité et la température de l'eau sont toutes sans influence sur la migration, bien qu'en début de la saison de migration, la température de l'eau peut jouer un rôle important. De ce que nous avons appris ci-dessus, il est évident que les civelles ont besoin d'un certain minimum de température pour migrer dans les eaux intérieures; celui-ci, selon Schmeidler (1957, 1963) est de 9°C pour les quelques premières, mais 10°C semblent nécessaires pour démarrer le gros de la migration.

Selon Meyer et Kühl (1952 à 1953), le gros de la migration arrive seulement la nuit et spécialement quand la mer monte; 1 à 2 h après la marée haute la migration cesse. Ils ont calculé que la vitesse de migration dans l'Ems est d'environ 2,2 à 2,5 km/h, c'est-à-dire 55 à 70 cm/seconde. Cette forte valeur se réfère à la terre et elle peut être le principal résultat du mouvement d'eau dû à la marée, phénomène qui nous donne une indication pour expliquer le démarrage de l'immigration des civelles.

Il est communément connu que les civelles immigrants ont la connaissance des contre-courants. Plus le contre-courant est fort, plus les civelles ont tendance à nager près de la berge ou même à cesser tout à fait de migrer, se cachant alors entre les pierres, les herbes, etc., jusqu'à ce que le contre-courant ait cessé d'exister. Elles reprennent alors leur direction d'origine, qu'elles conservent une fois qu'elles ont démarré leur migration vers l'intérieur.

De plus, nous avons vu que l'activité des civelles augmente considérablement après le coucher du soleil et que l'eau douce d'une embouchure de rivière (dont la température a atteint la valeur minimale nécessaire) arrive à marée descendante, stimulant toutes les civelles mûres, en vue de la migration vers l'intérieur, pour gagner la surface au cours de la nuit suivante et démarrer leur migration avec le courant, c'est-à-dire quand le niveau de l'eau s'élève. Ce faisant, les civelles recherchent la proximité de la berge de la rivière qui les guidera, créant les énormes bancs de civelles bien connus, qui profitent de l'apport d'eau dirigé vers l'amont.

Nous pouvons noter ici, à ce propos, que Tesch (1965) qui a étudié le comportement des civelles dans les estuaires des rivières allemandes, a remarqué la plupart des bancs de civelles après les nuits où la marée haute avait lieu à minuit. Il a de plus observé que les civelles peuvent démarrer leur migration même de jour, lorsque la marée basse a lieu tôt le matin. Cette migration s'arrête l'après-midi.

De ce qui a été exposé ci-dessus, nous retenons l'impression que l'orientation des civelles est uniquement basée sur l'une des berges de la collection d'eau concernée. Que cette impression ne soit pas tout à fait vraie, cependant, a été prouvé par Neubaur (1933), dont les observations indiquent que les civelles sont bien capables de garder quelque temps une certaine direction, en dépit de la disparition de la berge directrice. Ceci peut être dû aux effluences des eaux voisines naissant de l'eau dans laquelle la migration a lieu, ou aux tributaires qui la rejoignent. Les civelles ont ainsi à traverser ces bras pour atteindre la berge qu'elles suivaient précédemment. Neubaur a remarqué que même de grandes baisses de salinité ne faisaient pas diverger les civelles de leur trajet primitif, bien qu'ensuite elles aient à nager à nouveau dans une eau de salinité plus forte.

Selon cet auteur l'orientation des civelles peut être expliquée en faisant l'hypothèse qu'elles sentent l'odeur de l'eau dans laquelle elles nagent, et qu'elles suivent leur trajet initial, à moins qu'un affluent ne vienne exercer une odeur aussi attractive. Les suppositions de Neubaur ont été entièrement confirmées par Creutzberg (1961).

En fin de compte, il nous faut attirer l'attention sur le phénomène qui, une fois que les civelles sont en mouvement, fait qu'elles peuvent néanmoins s'arrêter lorsque la température devient trop basse. C'est particulièrement apparent lorsque les civelles grimpent hors de l'eau sur une surface humide. Menzies (1936) a observé aux barrages de la Bann, que les civelles cessent de remonter les passes à civelles pendant

les nuits de gelée ou lors des vents froids du nord. Quelle que soit l'importance de la masse de civelles en déplacement, elles disparaissent immédiatement des passes si le vent tourne au nord, et arrêtent leur course.

3.513 Migration des anguilles

Les anguilles, c'est-à-dire les animaux qui se nourrissent et qui sont entièrement pigmentés, que deviennent les civelles, peuvent également manifester des mouvements migratoires, dont ceux accomplis en été semblent être de grande importance, car ils sont responsables de l'occupation des collections d'eau situées loin de la mer. Cette affirmation n'implique pas, bien entendu, que toutes les anguilles migrent en été. C'est clairement démontré par les stocks surchargés d'anguilles à faible croissance, dans les embouchures de rivière, qui dans quelques cas ont donné lieu à une pêche intensive pour les transporter et les relâcher dans d'autres eaux, en vue d'une mise en charge.

La migration d'été peut prendre naissance à partir des estuaires jusqu'aux sources des rivières et est plus visible aux passes à anguilles, le long des barrages. En remontant, les anguilles migratrices augmentent de taille moyenne, et par conséquent en âge.

A ce propos, les remarques de Trybom et Schneider (1908) peuvent être mentionnées ici: elles concernent la migration d'été en Baltique, mer qui peut être considérée comme un grand estuaire avec plusieurs tributaires[1/]. Selon ces auteurs, le phénomène de l'augmentation de la taille moyenne au cours du déplacement vers l'est est évident. Ils font mention des résultats de Nyström qui mesura 1 000 anguilles à Trollhättanfall (Göta Alv), en Suède du sud, et qui trouva des longueurs variant entre 8 et 65 cm, avec la majorité comprise entre 20 et 30 centimètres. Le tableau suivant est basé sur ces données et sur d'autres qui ont été fournies par Nordqvist (1917, cf. Wulff, 1921).

En Finlande, les anguilles d'immigration sont aussi grosses. Des exemples en sont donnés par Trybom et Schneider (1908) qui citent les mesures des anguilles de Kumo-elf, prises par Nordqvist; les longueurs varièrent entre 31 et 54 cm, la majorité étant comprise entre 36 et 43 centimètres.

	Nombre	Age moyen (années)	Longueur moyenne (cm)	Poids moyen (g)
Trollhättan (Göta Alv)	183	3,7	25,7	25,7
Motala près de Norrköping	114	5,5	30,4	34,3
Älvkarleby (Dal Å)	127	6,3	36,2	49,7

On ne connaît pas la participation de la population locale d'anguilles à la migration d'été. Les observations de Mann (1963) au déversoir de Geesthacht, dans l'Elbe, ont montré que la migration d'été dura du début d'avril jusqu'à tard dans l'automne (même jusqu'à novembre-décembre), aussi est-il très probable qu'une proportion considérable de la population locale d'anguilles soit en déplacement pendant une partie de l'"été".

Certaines observations laissent l'impression que les mouvements migratoires d'été peuvent avoir seulement lieu à l'encontre d'un courant d'eau. Ainsi, dans les eaux calmes, dont il existe une si grande quantité dans les basses contrées, une migration d'été distincte et orientée n'a lieu que si des masses considérables d'eau provenant d'autres régions les envahissent.

Dans certains "polders" hollandais (p.ex., des lacs aménagés dans lesquels l'eau est maintenue artificiellement à un niveau constant) l'eau y est amenée en été pour compenser l'évaporation tandis que l'excès d'eau y est pompé à un autre emplacement. On peut alors faire l'observation particulière suivante: là où l'eau sort, les anguilles essayent d'envahir le polder à l'encontre du courant d'eau, et les "anguilles du polder" essayent d'en sortir en nageant à l'encontre du courant d'eau qui y pénètre.

Des expériences préliminaires ont montré qu'une sortie d'eau sans turbulence ne réussit pas à attirer les anguilles, pendant la migration d'été. Pour réussir à attirer les anguilles par la turbulence de l'eau, un appareil simple peut être utilisé, qui est également efficace pour guider les civelles (cf. Deelder, 1958), mais il est important que l'eau provienne d'une autre collection d'eau naturelle.

1/ Il faut insister sur le fait que l'immigration dans les eaux entourant la Baltique ne doit pas être comparée avec celle de la Méditerranée, bien que ce fut parfois fait (cf. d'Ancona, 1958). Les mouvements migratoires d'été en Baltique concernent les anguilles, quelle que soit leur taille. Au contraire, l'immigration dans les régions méditerranéennes concerne les civelles, qui poursuivent sans s'arrêter leur voyage depuis l'aire de métamorphose vers l'intérieur, où elles se nourriront. Comme les anguilles et les civelles forment deux différents groupes ayant des caractéristiques très différentes, aucune comparaison ne peut être faite entre la migration des anguilles de la Baltique et des civelles de la Méditerranée.

De ce que l'on connaît sur les civelles, il est tentant de penser à l'odeur de l'eau comme pouvant influencer la migration d'été. Il est toutefois difficile d'expliquer la remontée dans les rivières dont on suppose que la composition ne change pas notablement sur un court laps de temps.

En ce qui concerne l'influence de la température et de la lumière, des données plus consistantes sont connues. Sörensen (1950) a signalé qu'à la station de capture de Tröllhättan de 1919 à 1950, on n'a pas constaté la présence de petites anguilles en nombre appréciable, tant que la température de l'eau n'atteignait pas 15°C. Il a de plus conclu de ses expériences que les plus grandes anguilles sont moins sensibles à la température que les petites, et que leur activité décroissait dans les eaux de basse température.

Mann (1963), qui a étudié la migration de l'anguille au déversoir de Geesthacht dans l'Elbe, a conclu que les anguilles, dont la majorité avait une longueur comprise entre 17 et 22 cm, démarraient leur migration d'été pour une température d'eau de 8 à 9°C. Il a de plus remarqué une augmentation considérable de l'intensité migratoire, quand la température était élevée (environ 22°C), et une diminution quand la température s'abaissait. Mann (1961) a également remarqué que l'intensité de la migration était plus grande pendant la nuit que pendant le jour, conclusion que Sörensen (1950) avait déjà formulée à la suite de ses expériences. Ce dernier auteur, de plus, a noté que les plus petites anguilles sont moins inhibées par la lumière que les plus grandes, et ainsi bien plus sollicitées à continuer de jour leur migration de remontée. Comme une telle migration peut se produire en nombre énorme à la surface des rivières, ce phénomène n'a pas manqué d'attirer l'attention (cf. v. Siebold, 1863).

Lübbert (1923) a décrit un banc d'anguilles migrant dans l'Elbe. A la suite d'un examen serré, il a conclu que ce banc avait une longueur de 10 à 12 km au moins, et une largeur de 1 m ou plus. Quoique la profondeur de ce banc très dense fut inconnue, il était clair que le nombre total d'anguilles devait être de plusieurs milliards.

Outre la migration d'été, les anguilles peuvent encore manifester d'autres mouvements migratoires, dont nous citerons quelques-uns ici. Au printemps et en automne, les anguilles peuvent migrer entre leur territoire d'hibernation et celui de l'alimentation. Les pêcheurs qui sont bien au courant de ce comportement essayent d'en profiter.

Un autre mouvement bien orienté peut se produire au printemps vers les territoires de fraie des poissons blancs pour se nourrir de leur frai. Ce sont encore les pêcheurs qui sont les principaux témoins de phénomène, et comme pour la migration ci-dessus mentionnée, il n'est pas possible de l'établir scientifiquement puisqu'on ne dispose d'aucune donnée adéquate à ce point de vue.

Troisièmement, de courtes migrations diurnes semblent avoir lieu dans les estuaires entre les places de repos et les territoires de chasse. Koendzinsj (1958) a mis en évidence une telle migration, en disposant des cordeaux avec des hameçons appâtés à 1-1,5 km de l'embouchure de la rivière coulant dans le golfe de Riga. Vingt nuits d'observations ont montré que dans la soirée la plupart des anguilles, avec des intestins vides, étaient capturées par les lignes d'amont; au lever du soleil la plupart des anguilles étaient capturées par les lignes d'aval, leur estomac rempli de crustacés vivant en mer.

Quoique le sujet suivant n'appartienne pas exactement au chapitre des "migrations", il est mieux d'en parler ici, puisqu'il traite de la capacité des anguilles de se diriger directement vers un certain emplacement, après qu'elles en aient été déplacées.

A cet égard, il nous faut mentionner les expériences de marquage de Mann (1965). Il a prouvé que les anguilles sédentaires, vivant en rivière, ont tendance à demeurer sur leur territoire d'une longueur d'environ 40 km, et à y retourner si elles en sont déplacées.

Tesch (1967) a considérablement étendu ces expériences en marquant des anguilles et en les relâchant dans la baie d'Heligoland. Certaines de ces anguilles sont revenues à leur domicile en parcourant des distances de 180 kilomètres. De plus les anguilles ont fait preuve d'une haute capacité pour retrouver des emplacements précis, tels que les rochers d'Heligoland (s'étendant sur seulement quelques km^2), à partir d'emplacements très éloignés comme Cuxhaven et l'île de Föhr, à des distances de plus de 60 à 70 kilomètres. Selon les calculs de Tesch, ses anguilles ont fait preuve d'une capacité d'orientation atteignant une précision de 5°. Enfin Tesch a enregistré dans deux cas une vitesse minimale de 1 à 3 km/h respectivement.

En accord avec des rumeurs persistantes, nous pouvons dire que les anguilles sont capables de découvrir la collection d'eau la plus proche quand elles sont relâchées sur la terre, même à des distances relativement grandes. A cet égard, Schäffer (1919) a fait plusieurs expériences dans les eaux continentales du sud de Stockholm; ses résultats sont tout à fait remarquables. Même lorsqu'il transporta les anguilles sur une relativement grande distance, plusieurs centaines de mètres, et par-dessus des collines, elles étaient encore capables de localiser la surface d'eau la plus proche immédiatement après leur libération, même quand le vent soufflait vers l'eau. Durant

ces expériences, l'attention de Schäffer fut attirée deux fois par ses anguilles vers un autre cours d'eau plus proche que celui qu'il pensait primitivement être le plus proche.

Pour expliquer la capacité des anguilles de détecter la présence d'eau à une grande distance, nous ne disposons d'aucune donnée valable concernant les facteurs ou les sens qui rendent cette détection possible.

3.514 Migration de l'anguille argentée

A cause de son importance économique considérable, la migration de l'anguille argentée a toujours suscité un grand intérêt chez les scientifiques.

La saison de migration peut aussi bien s'étendre sur plusieurs mois, de préférence pendant la seconde partie de l'année (Fig. 8a et b, Deelder, 1954), mais en fait, les anguilles argentées en migration peuvent s'observer toute l'année et partout.

Dans les régions basses de l'Europe du nord-ouest la migration peut démarrer en juin et battre son plein en juillet. Dans quelques petites collections d'eau, ce mois peut être celui du maximum de la saison (Deelder, 1957), mais c'est exceptionnel. Dans la plupart des régions le maximum de la migration tombe davantage vers la fin de l'année, p.ex., d'octobre à novembre. Cette caractéristique est également discernable dans des conditions de laboratoire, p.ex., Boëtius (1967) a mis en évidence une activité prononcée maximale en automne, au cours d'une expérimentation en aquarium poursuivie sur neuf mois, en plus d'une activité maximale au printemps (Fig. 9). Cette dernière constatation peut être mise en relation avec le phénomène qui fait que les anguilles argentées interrompent leur migration d'automne pour la reprendre par la suite. Les appels froids des périodes de gelée interrompent immédiatement la migration, qui peut reprendre même au cours de l'année suivante jusqu'à mai, parfois inclus. Une pause de durée analogue peut se produire dans les petits ruisseaux danois après un été sec (Jacobsen et Jacobsen, 1922).

Il faut attirer l'attention ici sur le phénomène de la ségrégation des sexes qui peut être observé pendant la migration d'automne. P.ex., Meyer (1938) et Nolte (1938) ont tous deux discuté le fait, bien connu des pêcheurs de Rügen, que relativement beaucoup plus d'anguilles femelles migrent à la fin de la saison. Selon Nolte le pourcentage de grosses anguilles (femelles) capturées à Rügen en 1936 a progressivement augmenté de 39 pendant les 10 premiers jours de septembre à 90 en décembre. Deelder (données non publiées) a observé un phénomène analogue dans les captures d'anguilles argentées, sans grosses anguilles en août 1964 et 11,0, 25,7, 45,6 et 60,0 pour cent pendant les mois suivants.

La taille moyenne des mâles d'anguilles argentées peut aussi changer pendant la migration d'automne. Dans ce cas, les plus grandes voyagent les premières. P.ex., Deelder (données non publiées) en 1960 a mesuré des anguilles argentées mâles et a observé une longueur moyenne de 36,0, 35,5, 34,0 et 33,0 cm en juillet et au cours des mois suivants.

Des conclusions valables sur le rythme journalier de la migration peuvent être tirées des captures des pêcheurs, montrant qu'il est limité à la nuit. A la suite de ses expériences Bräutigam (1961) fut capable d'en définir plus précisément les limites, et d'établir que la migration journalière des anguilles argentées en eau douce (conditions défavorables absentes) se produisait presqu'entièrement dans les heures comprises entre le coucher du soleil et minuit. Dans les circonstances favorables à la migration, Bräutigam a observé que la principale migration journalière, même si elle avait eu lieu au cours de la première période d'obscurité nocturne, durait fréquemment moins d'une heure.

L'intensité de la migration des anguilles argentées peut montrer deux maxima distincts, parfois de grande amplitude. Nous pouvons conclure de ce qui est maintenant connu, que ces maxima sont le résultat d'une occurrence éthiologique typique, résultant de la combinaison d'un besoin interne de migration, et de stimulus externes. Comme nous en discuterons plus loin, ces stimulus peuvent être de force et de caractère différents.

Il faut remarquer que dans une succession de stimulus externes séparés par de courts intervalles, les derniers n'induisent pas la même intensité de migration que les premiers, parce que la plupart des anguilles argentées prêtes à migrer quittent leur territoire dès les premiers stimulus.

On ne peut dire grand-chose au sujet du comportement migratoire des anguilles argentées en raison, principalement, de la timidité de ces animaux. Lowe (1952) observa plusieurs anguilles argentées migrant dans un ruisseau anglais et constata qu'elles nageaient le long du fond, la tête la première vers l'aval.

Deelder (données non publiées) observa le comportement d'anguilles argentées dans un grand aquarium, la nuit, et fut étonné de leur grande maladresse. Avec de lents mouvements serpentiformes, leurs pectorales arrondies largement étendues, elles semblaient "glisser" paresseusement dans l'eau donnant l'impression que tous les mouvements étaient accomplis en faisant un effort aussi faible que possible.

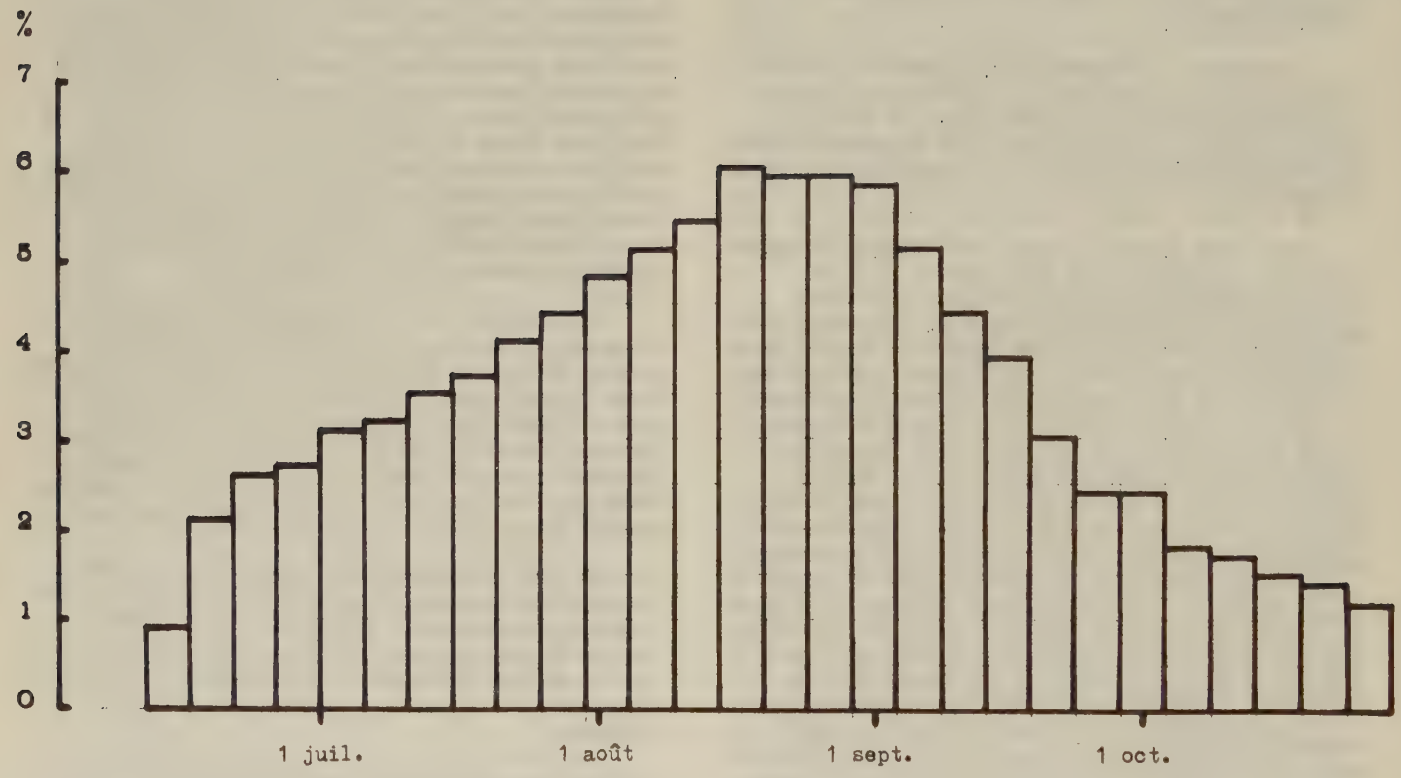

Fig. 8a Captures moyennes des anguilles argentées dans les canaux hollandais par périodes de 5 jours, de 1947 à 1952, exprimées en pourcentage des captures totales (d'après Deelder, 1954)

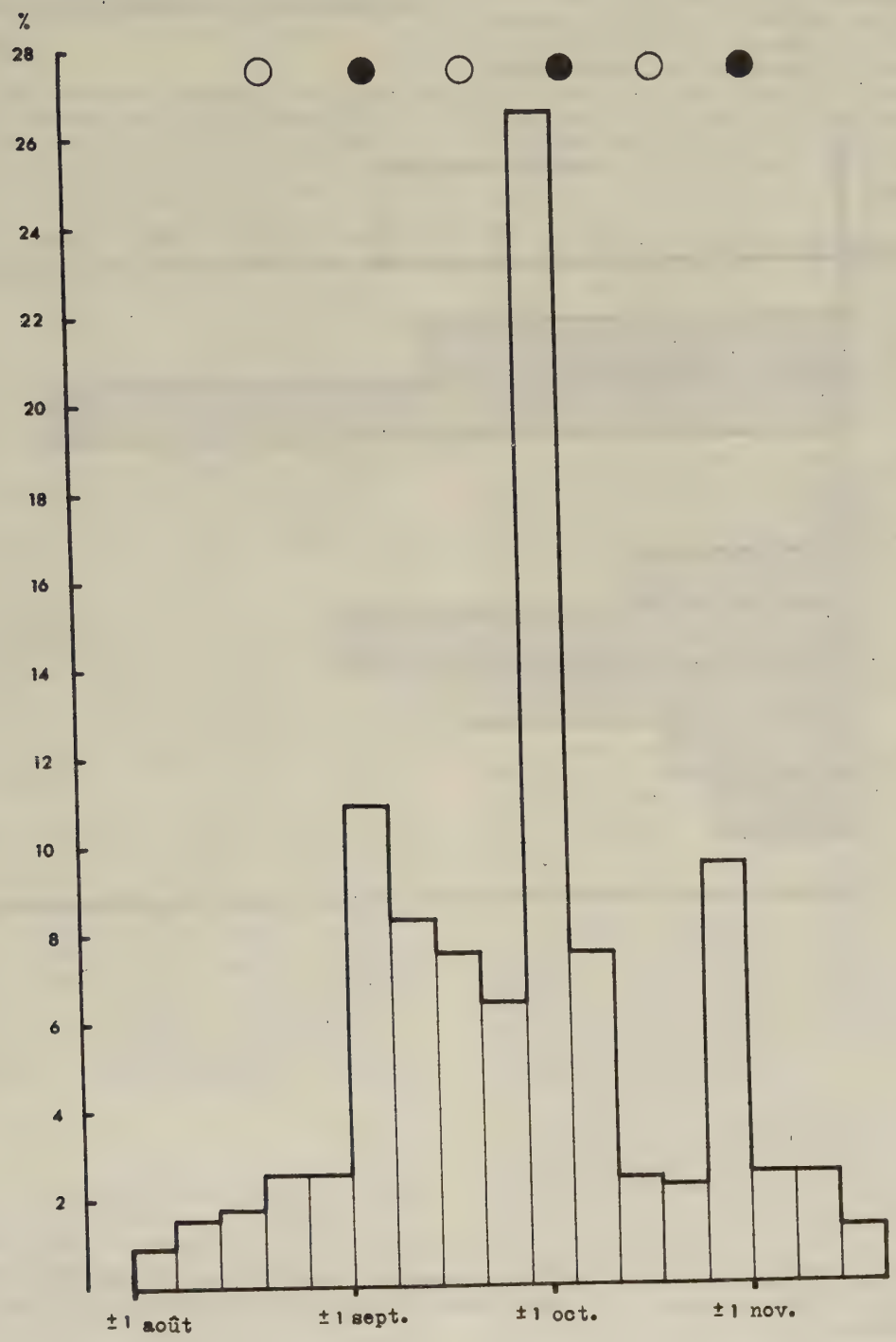

Fig. 8b Pourcentage hebdomadaire moyen de captures d'anguilles argentées dans l'IJsselmeer, au cours des années 1950 et 1951; également périodes de nouvelles et de pleine lune (voir également Fig. 10)

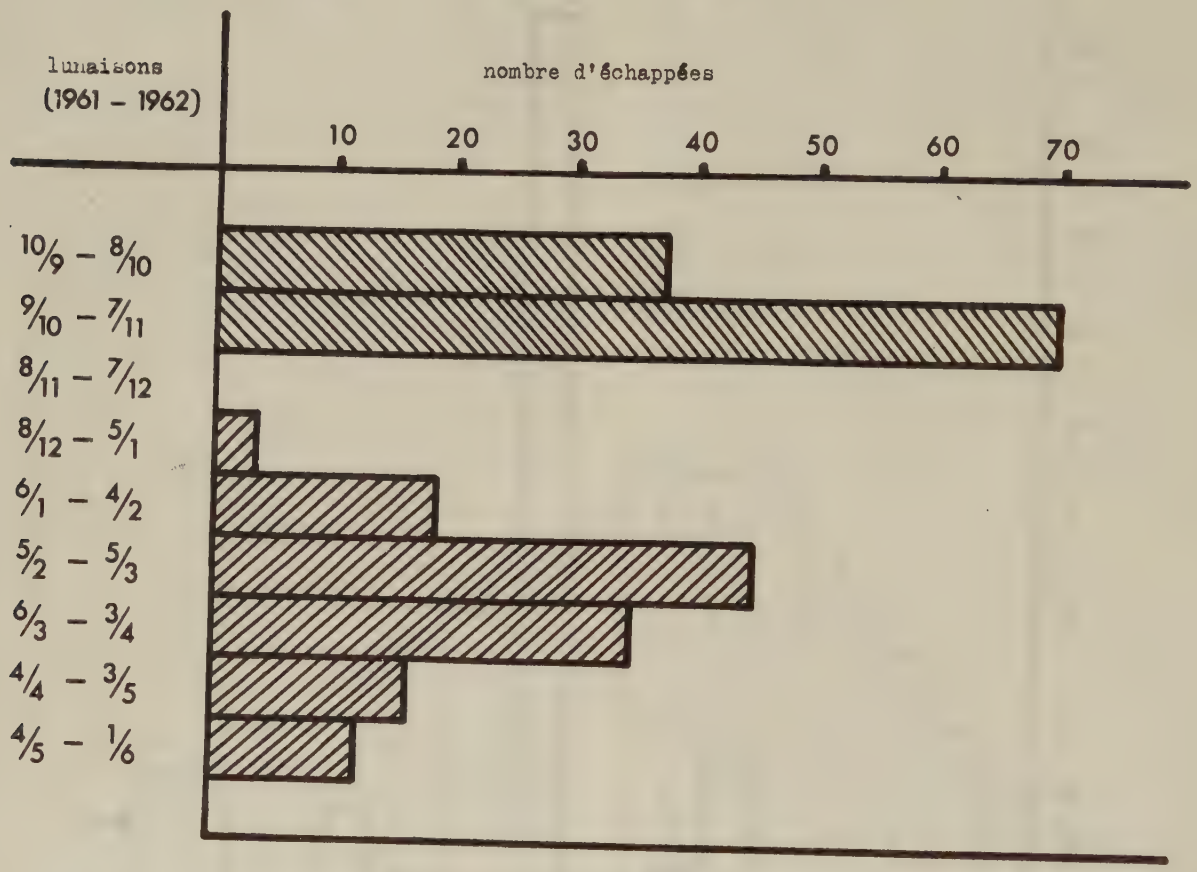

Fig. 9 Graphe montrant l'activité de fuite d'anguilles argentées maintenues en aquarium, par lunaison, au cours de la durée totale de la période d'expérience (d'après Boëtius, 1967)

Facteurs influençant l'intensité de la migration

a) Profondeur

L'étude des captures régulières des anguilles argentées dans différentes régions révèle le fait remarquable, que les eaux peu profondes coïncident avec une précoce migration d'été, cependant que les eaux profondes exercent un effet manifeste de retard. Deelder (1957) a mentionné plusieurs exemples, dont l'un particulièrement frappant, de deux canaux peu profonds des Pays-Bas, l'un conduisant au petit lac "Amstelmeer" profond de 10 m et plus, l'autre en provenant. En 1954, le pourcentage des captures pendant les mois de juillet à octobre furent pour le premier canal: 22, 56, 19 et 3, montrant ainsi un maximum distinct en août. Dans le même temps le pourcentage des captures dans le second canal, par lequel les premières anguilles argentées devaient aussi passer, furent: 0, 0, 6 et 94 pour cent, c'est-à-dire avec un maximum de migration entièrement situé deux mois plus tard.

Des exemples de ce phénomène ont été trouvés dans de nombreuses régions et conduisent invariablement à la conclusion que les collections d'eau profondes ont tendance à retenir la migration des anguilles argentées pendant un ou deux mois, tandis que les eaux peu profondes s'éclaircissent en anguilles argentées au début de la saison de migration.

Des expériences de piégeage, p.ex., conduites par Lowe (1952) en Angleterre, conduisent à la conclusion que les anguilles argentées se rassemblent près de l'évacuation d'un lac et qu'elles y attendent un stimulus (p.ex., une "crue") pour migrer plus loin. Ceci confirme bien l'observation de Frost (1950): les anguilles argentées, de toute évidence, se rassemblent près de l'évacuation du Lough Neagh (Irlande du Nord), avant de poursuivre leur migration et permettent ainsi un usage illicite de la pêche à la senne.

b) Lune

Une des relations les plus connues, mentionnée par presque tous ceux qui s'occupent de la migration des anguilles argentées, scientifiques aussi bien que pêcheurs, est l'incidence de la lune. P.ex., Meyer (1938) et Nolte (1938), qui ont publié de nombreuses données sur les prises d'anguilles argentées à Rügen, dans la Baltique, ont mentionné que les meilleures captures d'anguilles argentées sont faites dans les périodes comprises entre le dernier et le premier quartier de lune. Frost (1950) et Lowe (1952) ont aussi mentionné la lumière de la lune comme affectant les nombres d'anguilles migrant aux Iles Britanniques.

Jens (1952 à 1953) et indépendamment de lui, Deelder (1953, 1954) ont analysé statistiquement la relation entre la phase de la lune et les captures d'anguilles argentées, le premier, du Rhin supérieur et de la Baltique, le second, des eaux intérieures hollandaises. Les deux auteurs sont d'accord pour dire que les meilleures captures s'effectuent aux alentours du dernier quartier (Fig. 10 et Tableau 6).

Le dernier quartier est cette partie du mois lunaire pendant laquelle la lumière lunaire fait défaut tôt dans la nuit. Comme selon Bräutigam (1961) et d'autres, la migration des anguilles argentées se produit seulement entre le coucher du soleil et minuit, il est tentant de supposer que c'est l'absence de clair de lune qui stimule alors la migration.

Selon Jens (1952 à 1953), cependant, l'influence de la lune ne se manifeste certainement pas à travers son intensité lumineuse. Il a basé son opinion sur les résultats de son étude sur les captures d'anguilles argentées dans le Rhin par des nuits nuageuses. Elles ont été classées en fonction de la phase lunaire et les moyennes ont été calculées en couvrant un mois lunaire entier. Bien qu'elles fassent preuve d'un rythme lunaire, Jens en a déduit que la lune n'exerce pas d'effet.

Cette déduction pourrait ne pas être correcte. Une anguille est soumise à l'influence de la lumière lunaire tout au long de sa vie; nous pouvons en inférer la possibilité que les anguilles argentées se sont tout à fait familiarisées avec le cycle lunaire. Pour cette raison, on ne peut pas affirmer que l'effet de la lune ne s'exerce pas à cause d'un ciel nuageux ou d'une lune invisible. Il pourrait être supposé que la lumière lunaire ait pu établir directement un rythme interne au cours de la vie de l'anguille, qui opère finalement, que le clair de lune soit présent ou absent, comme c'est le cas avec d'autres animaux (Korringa, 1947).

Il doit être mentionné ici, cependant, que l'effet de la lune n'apparaît pas comme étant ressenti partout en même temps. Selon les données de Jens (1952 à 1953) l'apogée de la migration dans le Rhin supérieur se produit distinctement avant le moment du dernier quartier de lune, tandis que dans la Baltique (Jens) et aux Pays-Bas (Deelder) il se situe après le dernier quartier. Aucune explication de ce phénomène n'a encore été trouvée. Dans le Haut-Rhin, les anguilles sont toutes femelles tandis que dans les autres régions mentionnées les mâles sont très abondants, ou même prédominent; il existe ainsi une possibilité que ce phénomène soit le résultat du sexe.

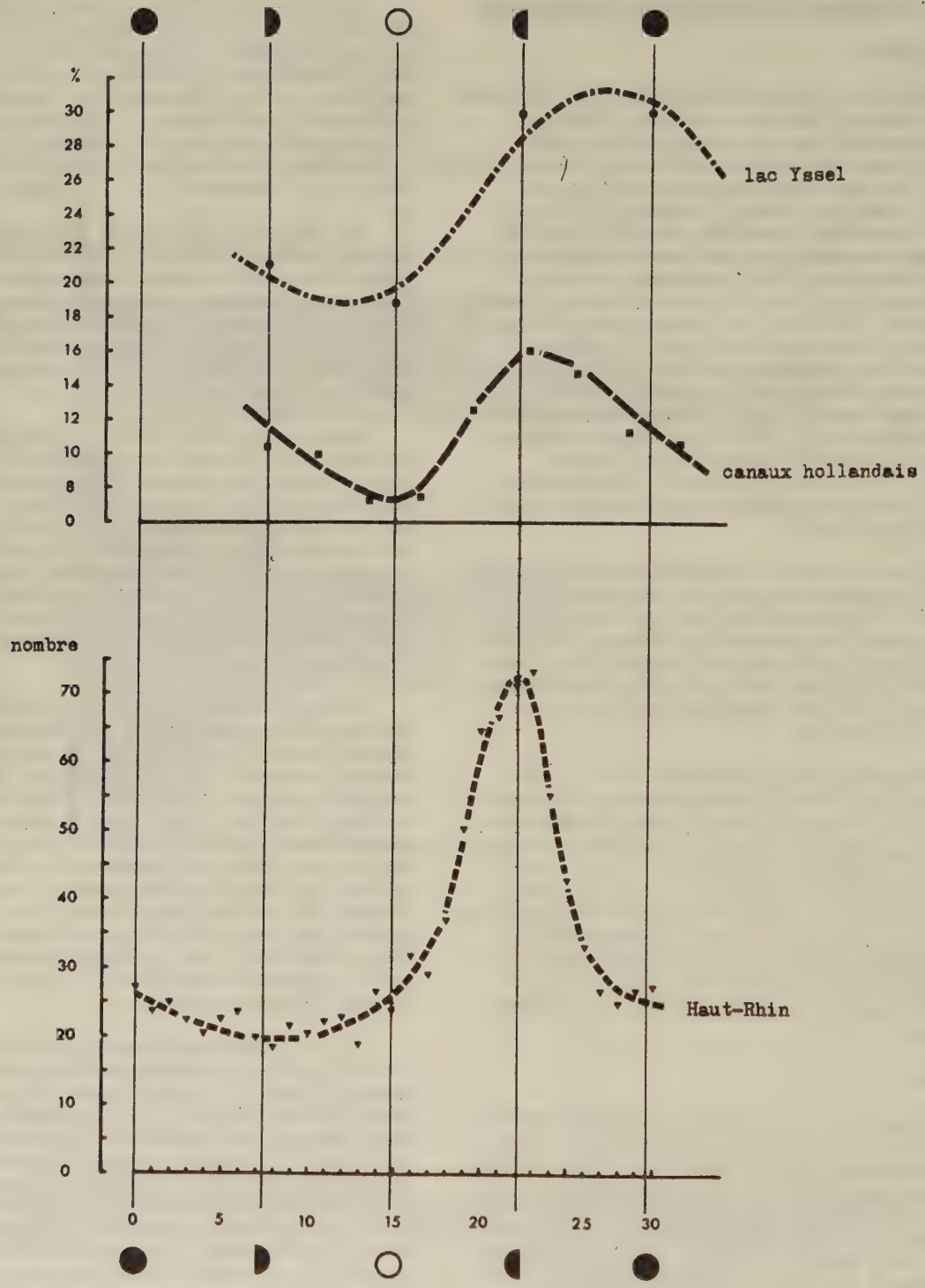

Fig. 10 Capture moyenne du pêcheur d'anguilles argentées par lunaison d'automne aux Pays-Bas et dans le Haut-Rhin (d'après Deelder, 1954, et Jens, 1952/53)

TABLEAU VI

Activité de fuite en relation avec les phases de la lune
(d'après Boëtius, 1967)

	Période expérimentale totale		Période 10.IX-8.XI		Période 10.XII-2.VI	
	Nombre d'enfuis	% du total	Nombre d'enfuis	% du total	Nombre d'enfuis	% du total
Nouvelle lune	21	9	7	7	14	11
Premier quartier	31	13	12	11	19	15
Pleine lune	42	18	17	16	25	19
Dernier quartier	144	61	71	66	73	55

c) Débit et/ou niveau d'eau

D'après les pêcheurs une augmentation du débit peut être associée à une augmentation du nombre d'anguilles argentées migrant. Cette opinion paraît différer de celle de plusieurs scientifiques. Jens (1952 à 1953) a examiné la relation entre la capture des anguilles argentées et le niveau d'eau du Rhin (Fig. 11) et a conclu que la plupart des anguilles sont capturées quand le niveau de l'eau est à son maximum. Il a également mentionné de meilleures captures lorsque le niveau d'eau s'élève. Frost (1950) et Lowe (1952) ont également conclu pour les rivières britanniques, qu'une augmentation des captures coïncide généralement avec une élévation du niveau d'eau.

A notre avis, cependant, ce n'est pas tellement un niveau d'eau élevé, mais plutôt un débit augmenté qui encourage les anguilles à migrer. Dans cet esprit, il faut mentionner les nombreux "polders" hollandais, dans lesquels l'eau est maintenue à un niveau constant par des pompes (primitivement par des moulins à vent), et qui sont des terres basses fermées par une jetée. Dès que ces pompes commencent à éjecter l'eau des polders, l'eau dans les canaux des polders se met à couler vers les pompes. Quand le flot se produit les plus grandes captures d'anguilles argentées ont lieu, phénomène qui suggère que les anguilles argentées sont incitées à migrer par le flot, puisque le niveau d'eau demeure approximativement le même ou même parfois diminue (Bicker Caarten, 1946). Il est évident que l'augmentation du débit qui coïncide dans les rivières avec une élévation du niveau agit comme un facteur stimulant. A cet égard, il est important de savoir que Frost (1950) a mesuré les captures d'anguilles argentées dans la rivière Bann (Irlande du Nord) remontant le courant d'eau au-dessus d'un barrage et établi une bonne relation entre l'augmentation des captures et l'augmentation de la masse d'eau coulant.

d) Turbidité

Frost (1950) a fait état des dires des pêcheurs de la Bann (Irlande du Nord) soutenant que la décoloration de l'eau dans cette rivière (p.ex., drainage de marais) permet de mieux pêcher que dans les mêmes conditions en absence de turbidité.

e) Dépressions, microséismes

Nolte (1938) a étudié les almanachs des pêcheurs de Rügen et a conclu que pendant les nuits noires de tempête, on pouvait faire des captures exceptionnellement riches, et pourtant les directions favorables des vents n'étaient pas nécessaires.

Frost (1950) et Lowe (1952) ont également établi que les nuits de tempête, les anguilles argentées des rivières britanniques migraient en grande quantité. Deelder (1954) a étudié les résultats des captures dans les canaux hollandais de 1947 à 1952 et distingué 28 cas d'augmentation nette des captures; ceci a offert l'occasion de vérifier dans quelle mesure les conditions atmosphériques peuvent être tenues responsables de cette situation. Il apprit que dans chaque cas, sans exception, les conditions atmosphériques sur les Pays-Bas dépendaient d'une dépression dans le voisinage. L'examen des facteurs particuliers communément associés à une dépression, p.ex., la force et la direction du vent, la température de l'air, la pression barométrique, la nébulosité et les précipitations, n'arrivaient pas à montrer quoi que ce soit qui puisse agir comme un stimulant de la migration. Dans six cas, les conditions atmosphériques existantes n'étaient favorables, en aucune façon, à la migration des anguilles, d'après les experts des pêches.

Un facteur, cependant, fut découvert, qui puisse constituer le stimulus: les microséismes. Ce sont des vibrations du sol, fréquemment causées

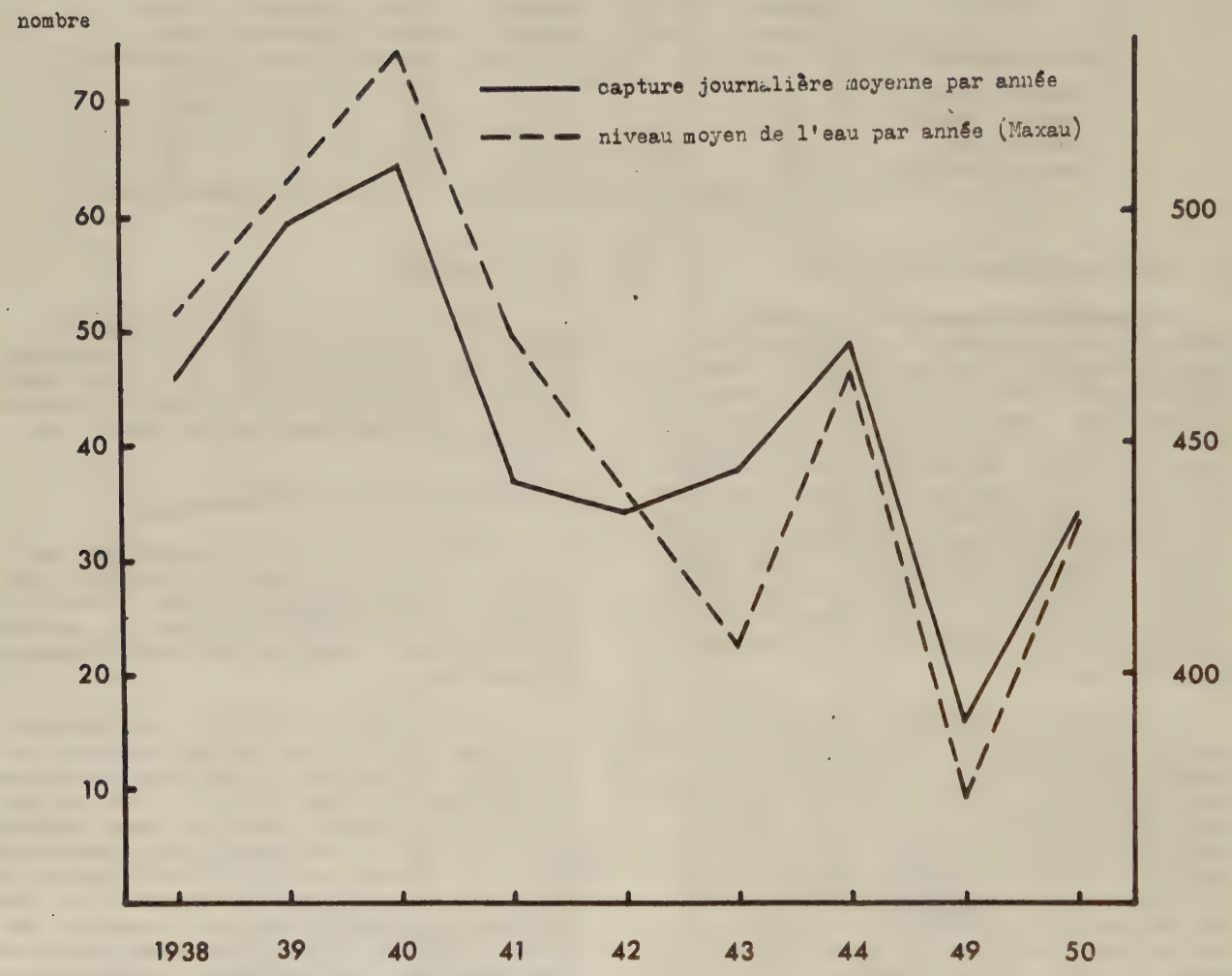

Fig. 11 Moyenne de capture journalière par année, des anguilles argentées du Haut-Rhin, par les pêcheurs, comparée avec les niveaux annuels moyens à Maxau, Allemagne (d'après Jens, 1952/53)

par des dépressions en mer (Scholte, 1954). Les vibrations sont probablement produites par les forces exercées sur le fond de la mer par les hautes vagues du centre de la dépression. De là elles se propagent par le sol à une vitesse de plusieurs kilomètres par seconde. Elles peuvent se décomposer en trois composantes, deux horizontales et une verticale, et peuvent durer des heures.

La période de la composante verticale dépend de la profondeur de la mer, l'amplitude dépend de l'intensité de la dépression et varie aux Pays-Bas entre 1 et 20 µ. Les dépressions de l'Atlantique produisent des microséismes principalement avec des périodes de 6 à 8 secondes; celles de la mer du Nord sont notablement plus courtes (Fig. 12). Puisqu'il y a une séparation accusée entre les profondeurs de l'océan Atlantique (1 000 à 4 000 m) et celles du plateau continental (100 à 200 m), les microséismes correspondants de l'Europe de l'ouest peuvent être rangés en deux groupes distincts. Les microséismes avec une période de 4 secondes et une amplitude de 7µ causent des fluctuations de pression à la base d'une colonne d'eau de 10 m, de l'ordre de 2 dynes par cm^2, c'est-à-dire de 0,002 millibar.

Une étude soigneuse des données disponibles, couvrant une série d'environ 1 000 jours de pêche, ont révélé le fait remarquable que le nombre des anguilles argentées en migration s'élève abruptement, sans exception, après la manifestation de microséismes de 3 secondes de période, causés par des dépressions sur la mer du Nord et la Manche.

La relation supposée entre les microséismes et la stimulation migratoire implique que des anguilles argentées captives soient également sollicitées par des microséismes. Dans cet esprit, les observations en laboratoire de Lowe (1952) doivent certainement être mentionnées; des anguilles argentées conservées, à l'intérieur, en aquarium ont fait preuve d'une considérable augmentation d'activité, les seules nuits où celles qui étaient en liberté dans la nature migraient en grand nombre. Dans l'opinion de Deelder, les microséismes, engendrés dans la relativement peu profonde mer d'Irlande, peuvent être tenus responsables de ce phénomène.

Muir Evans (1940) a relaté qu'au Norfolk c'était la coutume pour les pêcheurs d'anguille de garder quelques anguilles argentées dans un tronc perforé, dans l'eau. Ils ne descendaient pas leurs installations de pêche à moins que leurs anguilles captives ne s'agitent en permanence, ce qui était le signal que les autres anguilles se déplaçaient et que la nuit était favorable à une bonne pêche.

f) Eau de mer

Selon les allégations des pêcheurs, les anguilles argentées demeurant en eau douce sont fortement stimulées par une arrivée d'eau de mer. Ce phénomène est particulièrement connu dans les lagunes et les embouchures de rivières sur la périphérie de la Méditerranée. Puisque ces arrivées d'eau de mer se produisent à ces emplacements pendant les coups de vent, la question demeure de savoir si les anguilles argentées sont stimulées par ces tempêtes (voir paragraphe e), ci-dessus), par l'eau de mer ou par les deux à la fois.

Les renseignements disponibles, toutefois, convergent vers la supposition que les anguilles argentées en eau douce ne sont pas sans être influencées par l'eau de mer. Ces anguilles argentées essayent de nager à l'encontre du flot d'eau de mer (toujours selon les pêcheurs), cette conduite contrastant avec celle qui se produit vers un courant d'eau douce (voir paragraphe c), et au-dessous). De plus des anguilles argentées capturées et transportées dans un vivier font preuve d'une forte activité quand elles sont transférées dans de l'eau de mer.

Aux Pays-Bas, les pêcheurs pensent que l'eau de mer, artificiellement introduite de telle sorte qu'elle chemine sur le fond, stimule la migration. Comme dans ce cas l'influence de la dépression n'existe pas, on peut en vérité présumer que l'arrivée d'eau de mer exerce un effet stimulant.

Facteurs influençant la route de migration

a) Direction du flot

Les anguilles argentées migrant dans les eaux intérieures où il n'y a pas d'obstacle sont incitées à nager avec le courant, s'il existe. Deelder (1953) a montré que la direction de la migration change avec le courant quand il compara les résultats des captures sur les deux côtés d'un filet barrant un canal soumis à un faible courant alternatif. Comme nous l'avons déjà vu, l'activité migratoire des anguilles argentées est fortement stimulée par une augmentation du courant d'eau. La conséquence biologique des deux phénomènes est évidemment que les anguilles argentées en migration qui ont elles-mêmes été guidées par un courant d'eau, atteignent invariablement la mer, et, bien plus, le font avec le moindre effort.

En vérité, durant leur migration, les anguilles argentées essayent de profiter des mouvements d'eau, ce qui est clairement démontré par les pêcheurs au "schokker"[1/] des rivières du nord-ouest de l'Europe, p.ex., le Rhin. Ils sont enthousiastes

1/ N.d.T. Le "schokker" est un type particulier de bateau traditionnellement consacré à la pêche aux anguilles

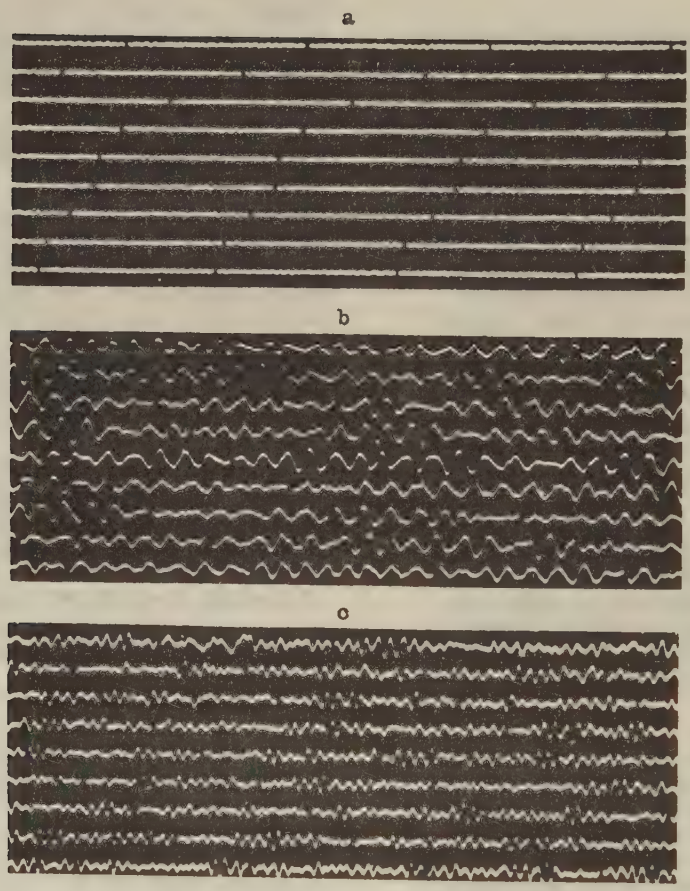

Fig. 12 Sismogrammes verticaux, enregistrés au sismographe de Galitzin, à De Bilt, Pays-Bas

a) jour de calme microsismique: 31 juillet-1er août 1953
b) microséismes causés par une dépression sur l'Atlantique, 22-23 décembre 1953
c) microséismes causés par une dépression sur la mer du Nord, 8-9 août 1948

La relation entre l'amplitude réelle et celle enregistré est de 1:725 pour b), et 1:575 pour c). 1 cm horizontal représente 20 secondes

de maintenir les ouvertures de leurs filets en forme d'entonnoir sur la ligne de plus grand courant, et, selon eux, la capture est ici plus importante que ce que l'on pourrait espérer en fonction de l'importance du flot. Comme la ligne de plus grand courant coïncide généralement, en rivière, avec la ligne de plus grande profondeur, il s'ensuit qu'il faut certainement barrer cette région si l'on désire capturer des anguilles argentées en rivière.

Comme déjà exposé, la tendance à nager dans le sens d'un courant d'eau douce est renversée lorsque l'eau de mer s'écoule vers une région d'eau douce.

b) Direction du vent

Le décours de la migration des anguilles argentées est apparemment influencé par la direction du vent dans les larges étendues d'eau, p.ex., dans les lacs. Frost (1950) a mentionné qu'un fort vent du sud dans le Lough Neagh (Irlande du Nord) rend bonne la pêche dans la rivière Bann, qui coule à partir du côté nord du lac. Dans le lac de Windermere (Angleterre) au contraire, un vent du nord soufflant vers l'exutoire y est considéré comme ayant le même effet sur la pêche que la sortie d'eau.

Deelder (1953) a essayé d'obtenir une corrélation entre la direction du vent et les captures dans l'IJsselmeer (Pays-Bas). Ce lac est séparé de la mer par une digue de 35 km, équipée d'écluses à chaque extrémité. Par suite, une grosse pêcherie par nasses s'y est installée pour prendre les anguilles argentées. Les résultats ont révélé que par les forts vents d'ouest, relativement davantage d'anguilles argentées (83,5 pour cent du total) sont capturées sur le côté est, que pendant les périodes de vent d'est modéré (50 pour cent). On peut présumer que la force du vent y est également importante, car un vent fort se fait davantage ressentir qu'un vent faible.

L'influence du vent est également clairement mise en évidence dans la Baltique, p.ex., le long de la côte de Rügen (Rumphorst, 1930; Meyer, 1938; Nolte, 1938) où ses diverses baies font face à différentes directions. Les vents, sans aucun doute, augmentent les captures d'anguilles sur les parties de côtes vers lesquelles ils soufflent. Comme les anguilles y sont capturées avec des nasses reliées au rivage, ce phénomène démontre également que les vents côtiers font venir les anguilles très près du rivage. Selon les mêmes auteurs, l'influence du vent est probablement transmise aux anguilles par les différents courants marins engendrés par les vents, mais ceci n'explique certainement pas que les anguilles puissent s'approcher si près des rivages bordant la vaste Baltique.

c) Lumière artificielle

Les dires persistants des pêcheurs indiquent que la lumière artificielle peut infléchir la route de migration des anguilles argentées, p.ex., les lumières de la rue, le long d'une berge, peuvent réduire les captures sur le côté éclairé. Petersen (1906) fait état de plusieurs allégations de ces pêcheurs et Rumphorst (1930) cite également un exemple à Rügen, dans la Baltique, où les captures, en un certain emplacement, augmentaient seulement après la saison des baignades, lorsque les lumières bordant la promenade avaient été éteintes. Il est important de noter que tous ces cas font référence à des lumières artificielles bien placées au-dessus de la surface de l'eau. Une expérience de Petersen (1906) utilisant des lampes à pétrole confirme cette assertion. En utilisant un faisceau lumineux de forte intensité, dans une eau claire et peu profonde, Petersen a de plus montré un net évitement de la lumière par les anguilles argentées. Ses expériences, toutefois, n'ont pas été poursuivies.

Lowe (1952) a fait plusieurs expériences dans des ruisseaux anglais avec des lampes submergées de 2 et 4 W, et constaté que la migration des anguilles argentées peut être infléchie par elles. Dans ce cas, toutefois, les rayons lumineux devaient être bien orientés vers l'amont; quand ils tombaient verticalement, ils étaient moins efficaces. Dans les expériences de laboratoire, les anguilles argentées choisissent un canal sombre de préférence à un canal éclairé. Dans les expériences de terrain, au contraire, les anguilles argentées migrant vers l'aval ne choisissent pas le côté sombre plus souvent que le côté éclairé quand une lumière brillante est présentée. Un résultat remarquable a été trouvé: les lumières artificielles ont davantage d'effet les nuits où les anguilles sont plus actives.

Bräutigam (1961) a expérimenté intensément sur la côte de Rügen avec une rampe de lampes submergées et conclu que certaines nuits et à certains emplacements, les captures pouvaient être augmentées plusieurs fois.

Il est certain que les anguilles argentées réagissent à la lumière artificielle; comment ce phénomène est suscité, n'est toutefois connu en aucune manière. Sans doute, le degré et la nature de la turbidité jouent un rôle important, associés à l'intensité et à la nature de la source lumineuse. En raison de ces facteurs, parmi d'autres, l'ensemble du phénomène est encore tellement confus, qu'aucun procédé fiable n'a encore été trouvé pour diriger les anguilles argentées par des lumières vers des emplacements privilégiés, et augmenter ainsi la capture.

A l'exception de quelques essais occasionnels et dispersés, aucun emploi régulier de la lumière

pour influencer la capture commerciale des anguilles argentées n'est encore connu, et c'est la meilleure preuve que ce système ne donne pas encore satisfaction. Les seules exceptions connues sont celles de Comacchio, près de Venise et celles des rivières irlandaises. A Comacchio, les pêcheurs utilisent des feux pour réduire l'intensité des grandes migrations et pour calmer les anguilles déjà capturées (Walter, 1910). Les rapports irlandais font mention de torches enflammées pour arrêter la migration des anguilles argentées quand les filets sont pleins (Went, 1944). Il faut insister, toutefois, sur le fait que les cas mentionnés ici ne se rapportent pas à un infléchissement de la migration, mais à son arrêt.

d) Electricité

Avec le développement des techniques modernes, les gens ont naturellement pensé à la possibilité d'influencer la route de la migration des anguilles argentées en utilisant l'électricité, esputant une augmentation des captures par leur guidage vers des sites préalablement choisis. Le simple fait que cette technique n'est pas encore universellement employée est un signe que jusqu'à présent les connaissances suffisantes en cette matière font défaut. Des essais effectués ça et là, il est intéressant d'en mentionner un, réalisé dans la rivière Shannon (Irlande) pour le compte de l'Electricity Supply Board.

Un fossé de 12 m de large environ fut barré par trois filets placés à la file. Devant le filet du milieu, une électrode positive fut placée, tandis que les électrodes négatives étaient situées beaucoup plus en amont près de chaque berge. Les tests furent conduits avec un voltage de crête de 250 V, et une intensité entre les électrodes de 7 Ampères. Le fossé fut pêché par périodes de deux heures pendant 10 jours consécutifs, le courant étant successivement "on" et "off".

Au cours des 5 périodes de deux heures avec passage du courant, la capture des deux filets latéraux s'éleva à 31,8 kg par filet, et celle du filet médian à 108 kilogrammes. Les 5 périodes sans courant ont fourni respectivement 54,1; 73,1 et 117,7 kilogrammes. On retire l'impression de ces résultats que: a) toutes les anguilles argentées ne se laissent pas guider vers l'électrode positive, mais seulement environ la moitié; b) les captures totales sans emploi du courant électrique sont nettement plus élevées.

De toute évidence, de nombreuses anguilles argentées sont repoussées par un champ électrique et recherchent une autre route de migration.

Migration non-influencée

Une migration véritablement non-influencée n'est possible que dans de vastes étendues d'eau, comme la mer. En fait, il est très difficile de capturer des anguilles argentées migrant en mer, et si les anguilles ont tendance à nager à de grandes profondeurs, il sera techniquement impossible de les attraper, surtout parce que les poissons migrateurs se capturent à l'aide d'engins stationnaires.

Il a été montré qu'il était possible de capturer des anguilles argentées dans les eaux peu profondes littorales, p.ex., dans la mer du Nord, au moyen de chaluts tirés rapidement, mais il n'a pas été possible de déduire de ces rares captures des données consistantes sur la route ou l'intensité de la migration.

Les grandes quantités d'anguilles argentées en migration peuvent seulement être capturées par un engin stationnaire, p.ex., des nasses, installé à l'emplacement de la côte où les anguilles se concentrent. Lorsque une telle situation est utilisée pour des expériences de marquage, des résultats significatifs peuvent être acquis. Quelques-unes de ces recherches, plus particulièrement les récentes, seront commentées ici.

Lühmann et Mann (1958) ont marqué des anguilles argentées et les ont relâchées à Gorleben sur l'Elbe. Deux d'entre elles furent recapturées sur la côte danoise de la mer du Nord, montrant ainsi un mouvement de direction inattendue. Les auteurs ont expliqué ce phénomène en supposant que les anguilles argentées avaient été guidées par un courant permanent coulant vers le nord dans cette région. Cette conclusion, toutefois, n'est pas du tout d'accord avec les expériences de marquage, démonstratives, conduites par Määr (1947) en Baltique de 1937 à 1939.

Quand on considère les résultats de Määr reportés sur une carte, on est convaincu que la migration non-influencée dans la Baltique se déroule comme celle des oiseaux, c'est-à-dire sur un large front dans une certaine direction. Si une telle migration se heurte à une aire infranchissable, dans ce cas une côte, le phénomène de la concentration de la migration se produit (Fig. 13), conduisant les anguilles le long de la côte, dans la direction qui est la plus proche de celle du début de la migration.

D'après les recaptures des expériences de Määr (Fig. 14), il est certain que la route de la migration non-influencée s'étend dans la direction d'environ 240° ou W 30°S, de telle sorte que la Baltique est entièrement traversée. Cela explique complètement la concentration des pêcheries d'anguilles argentées sur certaines surfaces, p.ex., sur le côte ouest de la Baltique, qui sont déterminées par les aires de départ de l'autre côté de la Baltique, c'est-à-dire par les embouchures des grosses rivières de la côte est.

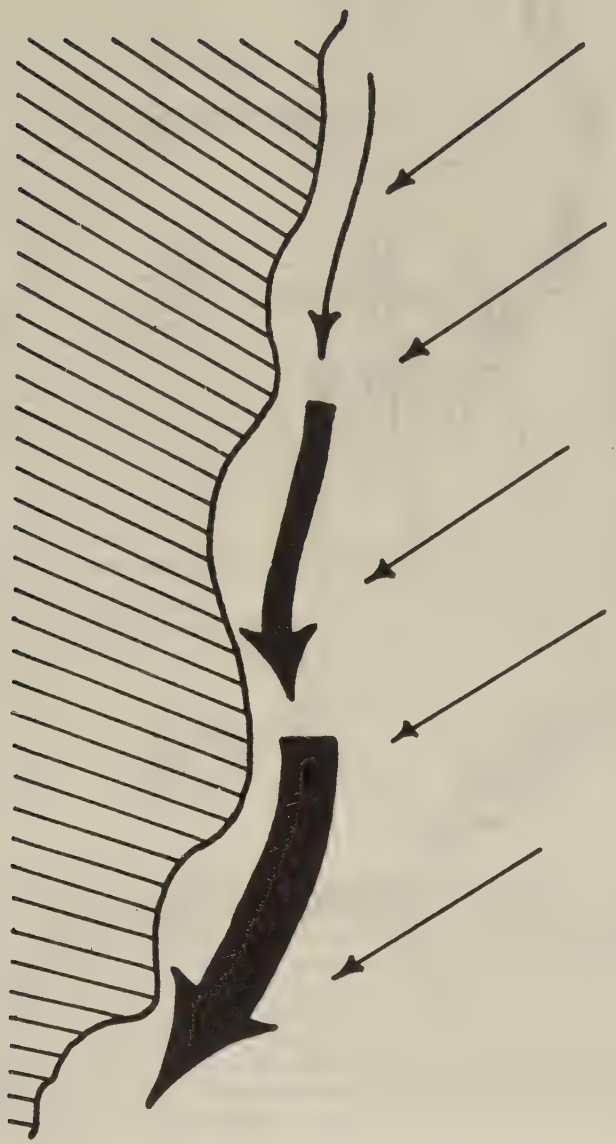

Fig. 13 Diagramme montrant l'origine de la concentration des anguilles argentées en migration le long d'une côte

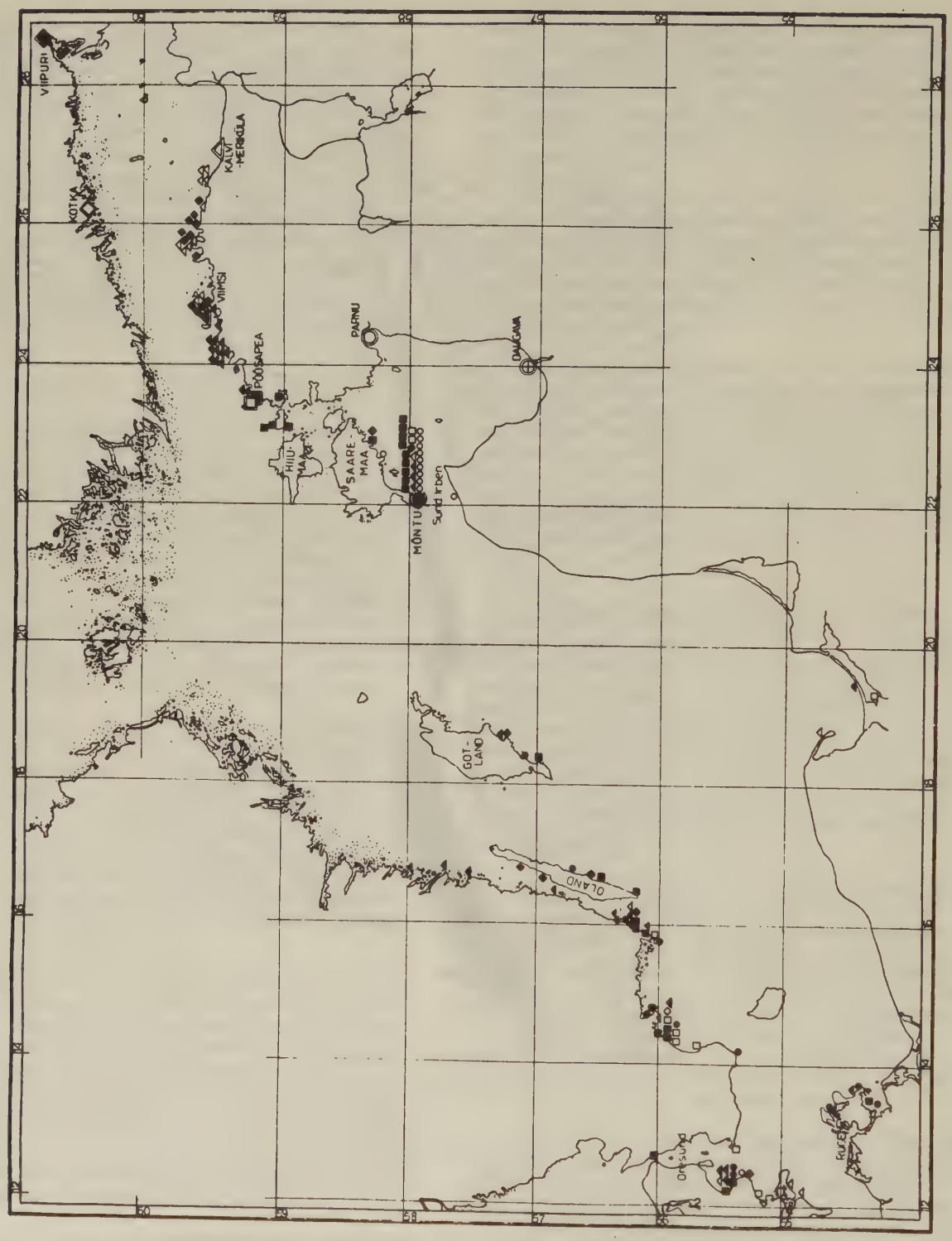

Fig. 14 Carte montrant les résultats des expériences de marquage conduites sur les anguilles argentées de la Baltique par Määr (1947). Les emplacements de recapture montrent clairement l'existence d'une concentration de la migration le long de certaines lignes côtières, engendrée par un large front traversant la Baltique dans une direction sensiblement N 120° W. (Les marques en forme de cercle correspondent aux points de libération)

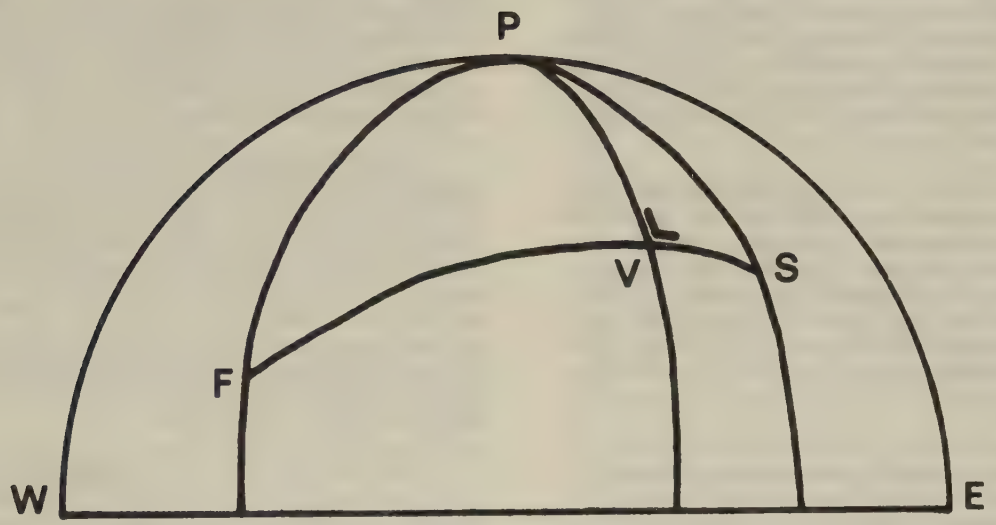

Fig. 15- Graphique montrant le principe de la migration orientée par un "sens de la position géographique". Dans cette éventualité le but du voyage migratoire doit être perçu à travers la plus courte distance, qui, sur le globe, est un grand cercle passant par les points de départ et d'arrivée et courbé vers le pôle le plus proche. La conséquence en est que la direction change constamment. En supposant que l'aire de départ soit la Baltique et l'aire d'arrivée la mer des Sargasses, cela implique que la direction de départ est environ N 80° W. Au point V la direction est rigoureusement Ouest, près de la fin du voyage la direction est beaucoup plus dirigée vers le Sud. (D'après Deelder, 1949)

De plus, les résultats de Määr donnent lieu à d'autres considérations. L'une est que les anguilles argentées ne migrent certainement pas avec l'aide d'un "sens de la position géographique" qui est parfois attribué aux animaux par les experts en migration. Dans ce cas les anguilles argentées devraient s'efforcer de rejoindre leur aire de ponte par le chemin le plus court, c'est-à-dire le grand cercle passant par le point de départ (Baltique) et le point d'arrivée (mer des Sargasses) du voyage de migration. Elles devraient alors migrer dans la direction N 80°W (Deelder, 1949), qui n'est pas celle qu'elles empruntent dans la Baltique (Fig. 15).

D'un autre côté, les résultats de Määr ont prouvé que la migration en Baltique ne se déroule pas non plus le long des lignes des indicateurs hydrographiques, car cela n'aurait pas conduit les animaux qui ont traversé cette mer à former des concentrations le long de côtes telles que celles de la Suède méridionale et de Rügen. Ceci est en contradiction avec l'opinion de Lühmann et de Mann (1958).

Quand on discute ces considérations, il faudrait tenir compte du fait qu'apparemment les anguilles de la Baltique voyagent comme si elles possédaient un "sens de la direction". Un animal migrant à l'aide de ce sens s'arrangera pour conserver la même direction, et voyagera le long d'un trajet croisant les méridiens sous un angle constant. Une telle ligne est appelée loxodromique, et elle peut être facilement dessinée sur une carte avec projection de Mercator, puisqu'alors elle est en ligne droite. La ligne loxodromique entre la Baltique et la mer des Sargasses à une direction d'environ 240° ou W 30°S, une valeur concordant bien avec les résultats de Määr (Deelder, 1949).

Si les anguilles étaient trouvées seulement en Baltique, les résultats de Määr auraient pu être considérés comme une preuve définitive de l'existence du "sens de l'orientation" chez l'anguille argentée. Mais en fait, l'aire de répartition des anguilles est beaucoup plus étendue, et il est difficile de voir ce que serait la signification biologique d'un angle de migration de 240° pour une anguille quittant la Méditerranée.

Quand on discute de l'orientation des anguilles argentées il faut noter qu'Edelstam (1965) a constaté, au cours d'expériences en bassin, que les anguilles argentées possèdent un mécanisme de compas astronomique. Il essaya alors d'expérimenter sur l'orientation des anguilles en Baltique, en les marquant avec des ballons attachés par des longs fils, avant de les relâcher au large de la côte sud de la Suède. Le comportement des animaux fut chaque fois remarquablement uniforme. Immédiatement après avoir été libérées, elles se précipitaient souvent en eau profonde, dans des directions arbitraires qu'elles suivaient parfois pendant quelques minutes, mais au bout d'un court laps de temps, toutes ou presque toutes, pointaient la tête dans la même direction. Deux jours particuliers, la majorité des anguilles avaient déjà choisi une direction avant d'avoir touché l'eau. Elles se tortillaient dans les mains de l'opérateur pour pointer la tête dans la direction finale de départ, et se précipitaient ensuite dans cette direction immédiatement après leur libération. Il avait pu être prouvé que la précision de l'orientation n'était pas associée à la vue du soleil ni à l'heure du jour ou de la nuit.

Il est probable que le mécanisme du compas astronomique est rendu possible par la transformation de l'oeil de l'anguille argentée avant le voyage vers la mer. Selon Carlisle et Denton (1959), cette transformation, au cours de laquelle l'oeil s'élargit, de même que la pupille, en fait un organe collecteur de lumière plus efficace, cependant qu'également l'augmentation de la densité des pigments rétiniens photosensibles rend la rétine plus efficace pour recevoir utilement la lumière incidente.

Les expériences de marquage offrent également la possibilité de se faire une idée sur la vitesse de migration des anguilles argentées. Lühmann et Mann (1958) ont fait état d'une vitesse minimale de 13 km/jour, ce qui correspond bien aux valeurs mentionnées par Trybom et Schneider (1908), qui ont également trouvé au cours de leurs expériences des vitesses maximales de 50 km/jour, avec des vitesses moyennes de pointe d'environ 36 km/jour. Ces données ont été parfaitement confirmées par Määr (1949) qui a trouvé des vitesses maximales de 62,8 km et 54,5 km/jour et des pointes moyennes de vitesse de 25 à 30 km/jour. La vitesse moyenne de croisière était plus basse: 16,4 km/jour. Lorsque l'on considère ces valeurs, il faut garder en esprit que ces anguilles avaient été capturées au moyen de nasses, qui se remplissaient seulement le matin, de telle sorte que les anguilles pouvaient avoir séjourné déjà plusieurs heures dans les nasses. Comme la vitesse de pointe de 62,8 km/jour a été fournie par une anguille qui n'a nagé que 42 h, couvrant une distance de 110 km, la possibilité est grande pour que la vitesse réelle soit supérieure.

Il existe de sérieuses indications qui permettent de penser que la migration des anguilles argentées ait lieu dans les couches superficielles de l'eau. Petersen (1906) a fait sienne la conviction, aussi bien que la majorité des pêcheurs de la Baltique, que "la plupart des anguilles passent au-dessus des guides des nasses". Blegvad (Schäffer, 1929) à bord d'un bateau équipé d'un projecteur, a observé distinctement une migration d'anguilles argentées dans les couches d'eau superficielles du Grand Belt. Il a décrit les lents mouvements des anguilles, à l'aide desquels elles se maintenaient en surface, cependant

qu'elles étaient transportées par courant d'eau rapide vers la mer du Nord. (On ne peut toutefois assurer que le courant d'eau est le seul moyen de transport au vu des résultats des expériences de marquage dans la Baltique, ce qui a déjà été discuté.)

On pourrait considérer comme une adaptation possible à la vie de surface, le ventre très blanc de l'anguille argentée, qui contraste fortement avec le ventre coloré de l'anguille jaune habituée à vivre sur le fond. Un côté ventral si blanc pourra être plus efficace dans les couches d'eau superficielles, pour empêcher les contours du corps de contraster fortement avec l'eau éclairée de la surface; un contraste de couleurs aurait sûrement pour conséquence d'attirer les prédateurs venant d'en-dessous. Dans ce cas l'anguille argentée serait sans défense.

Une migration de surface correspondrait bien avec la capacité d'orientation que possèdent les anguilles argentées, de se diriger en utilisant la lumière des étoiles (Edelstam, 1965). Celle-ci ne peut avoir de valeur biologique que si elles nagent en surface.

La migration de surface des anguilles argentées sur la mer côtière, mentionnée précédemment, est le dernier aspect de l'activité de l'anguille qui puisse être convenablement observé au cours de sa vie. Cependant, d'après certaines captures, on peut faire quelques déductions sur ce qui se passe ensuite.

Svärdson (1949) a décrit quatre anguilles capturées dans les eaux suédoises[1] en état de ce qu'il appelle "livrée partielle de noces". Ces anguilles donnent indubitablement l'impression de posséder déjà les caractères qui pourraient apparaître pendant le voyage à travers l'Atlantique.

Toutes quatre avaient des yeux élargis, d'un diamètre de près d'un centimètre; les pectorales étaient presque noires, certaines d'entre elles pointues et allongées; de plus, le museau de ces animaux semblait être plus ou moins émoussé. Enfin, les parties ventro-latérales du corps n'étaient pas aussi blanches que d'habitude chez les anguilles argentées, mais avaient pris une couleur plutôt brun-rouge.

Quelques années après, Rasmussen (1951) a également mentionné la capture de deux anguilles femelles, toutes deux possédant de gros yeux et des pectorales noires et pointues (une paire bilobée), et l'une d'entre elles avec des côtés couleur de bronze. Wundsch (1953) a fait mention de quelques anguilles provenant d'un étang avec des yeux particulièrement gros et un côté ventral couleur de bronze.

Comme ces caractéristiques peuvent être considérées comme des anomalies de prématurité, elles donnent quelques indications sur le genre de vie que l'on peut attendre du voyage atlantique. Sans aucun doute, les yeux très larges tendent à une vie dans les profondeurs, ce qui contraste tout à fait avec l'étape anguille argentée, à laquelle nous avons précédemment assigné une vie de surface. Cette conclusion concorde avec le côté ventral du corps très assombri. Un ventre blanc ne serait d'aucune utilité en mer profonde.

Une excellente indication concernant la vie future en eau profonde a été découverte par Carlisle et Denton (1959), qui ont étudié les yeux des anguilles. Ils observèrent que la rétine des anguilles argentées devenait dorée comme celle du chrysiopsius photosensible des poissons de mer profonde. Le maximum d'absorption se déplace d'environ 33 µ vers l'extrémité du spectre à très courte longueur d'onde, et la courbe de densité finale rétinienne totale de l'anguille argentée est presque identique à celle du congre, Conger conger (L.) et à celle d'une anguille de mer profonde, Synaphobranchus sp.

La modification particulière des pectorales nous offre encore une tentative d'explication de la manière de vivre de l'anguille dans les profondeurs de la mer. Des pectorales fortes, allongées et pointues indiquent un comportement se manifestant par de longs parcours de nage à une profondeur constante, qui ne change que temporairement, et qui est aussitôt reprise. Les thons et les carangues sont de bons exemples de ce genre de vie.

Des pectorales arrondies, au contraire, indiquent un comportement de nage au cours duquel le niveau change constamment, de telle sorte que le poisson est bien adapté pour surmonter les obstacles et trouver sa route à travers eux. Les mérous, les tanches et les anguilles argentées en sont de bons exemples.

Le phénomène qui, après le stade anguille argentée, fait acquérir à l'anguille des pectorales allongées et pointues est, à notre avis, une forte présomption qu'elle change de nage, pour de longs parcours effectués à un niveau constant.

La théorie de Tucker (1959), supposant que les anguilles argentées meurent au cours de leur voyage océanique, n'est pas ici prise en considération en raison de ses arguments douteux (d'Ancona, 1959a, 1969; Jones, 1959; Deelder, 1960a; Gemeroy et Boyden, 1961; Sinha et Jones, 1967b).

1/ N.d.T. en mer

3.52 Vie en groupe

L'anguille à tous ses stades est une individualiste. On peut donc considérer qu'elle ne vit pratiquement pas en groupe où les individus réagissent les uns sur les autres. Les "bancs" de civelles et de jeunes anguilles que l'on voit de temps en temps dans les rivières et les estuaires sont le résultat d'une réponse de masse à des conditions extérieures et non d'un rassemblement actif. Un certain phénomène pourrait être considéré comme une sorte de comportement de groupe, celui des "boules" massives d'anguilles argentées qui parfois descendent, dit-on, une rivière; mais ceci peut s'expliquer par le besoin de se maintenir en contact étroit avec un objet, commençant avec quelque débris et se poursuivant avec des anguilles argentées elles-mêmes (cf. Nilsson, 1860). Ce phénomène, toutefois, semble être extrêmement rare, et l'on ne dispose d'aucune donnée utilisable.

3.53 Réponses aux stimulus

Stimulus de l'environnement: l'influence des stimulus mécaniques comme, p.ex., les vibrations, peut être observée pendant la migration; voir 3.51. En ce qui concerne les stimulus chimiques, il a déjà été avancé que les anguilles sont très sensibles aux stimulations olfactives. Teichmann (1957) a montré que les anguilles sont capables de percevoir le B-phenyl-ethyl-alcool à une concentration de 1 pour 2,857 x 10^{18}. Il en a conclu qu'une stimulation monomoléculaire est hautement probable. Dans cet esprit, l'attention doit être attirée sur: a) les impressionnants bulbi olfactorii de l'anguille (Lissner, 1923), qui démontrent la grande importance des stimulus olfactifs; b) l'entrée de la grande cavité nasale, qui est tubulaire et située juste au-dessus de la bouche (voir également 3.41).

Muir Evans (1937) a étudié le cerveau de l'anguille et observé une remarquable ressemblance avec celui de la sole commune (Solea solea): un système olfactif hautement développé, avec des lobes sensoriels somatiques et faciaux bien marqués et des lobes optiques petits, caractères qui sont mis en relation par lui avec la manière de se nourrir des anguilles par l'odorat, le goût et le toucher durant la nuit.

Pour l'influence de la température sur la migration, voir 3.51. Boëtius et Boëtius (1967), qui dans leur étude en profondeur, ont mentionné l'influence de la température de l'eau sur le rythme respiratoire et cardiaque, avec un maximum à 20–26°C. Les recherches de Deelder (non publiées) ont montré que les anguilles deviennent fortement actives avec une température d'eau d'environ 20°C, et au-dessus.

Pour les stimulus optiques, voir 3.51. Comme déjà mentionné, les anguilles se cachent le jour, bien qu'une certaine activité puisse avoir lieu.

Stimulus artificiels: sont fortement répulsifs les stimulus tels que ceux qui résultent d'un objet traîné sur le fond de l'eau, comme c'est le cas avec les chaluts à anguilles. Le chalutage régulier des anguilles, qui, par exemple, a été utilisé à l'IJsselmeer jusqu'en 1970, cause apparemment une vague de terreur dans les stocks d'anguilles, produisant une diminution des captures des nasses, p.ex., situées près des berges.

4 POPULATION

4.1 Structure

4.11 Sex ratio (Voir 3.11)

Le sex ratio peut varier énormément de près de 100 pour cent de mâles dans les estuaires de rivière à 100 pour cent de femelles dans les tributaires des grosses rivières.

4.12 Composition en âges

Pour les remarques sur la composition des groupes d'âge, voir 3.31 et 3.43. Aucune corrélation n'est connue, et l'on peut supposer qu'il n'en existe pas, entre la composition des groupes d'âge et des facteurs comme la profondeur, l'heure du jour, la saison, etc. La densité des groupes d'âge est surtout déterminée par l'importance de la migration annuelle des civelles et par les taux de mise en charge.

4.13 Composition en tailles (Voir 3.43 et 3.513)

Dans les collections d'eau fermées, la composition en tailles dépend de l'immigration et de la mise en charge. Dans les eaux non fermées, à cause de l'habitude migratrice régulière de l'anguille, aucune composition ordonnée n'apparaît.

4.2 Abondance et densité

Les calculs concernant la densité des stocks d'anguilles sont presque impossibles, l'anguille étant un poisson insaisissable. Selon Havinga (1945), une anguille par 9 m^2 vivait dans l'IJsselmeer, mais la densité dans les embouchures de rivière peut être beaucoup plus considérable et dans les tributaires beaucoup plus faible. Muus (1967) a trouvé dans les fjords norvégiens, là où il existait une végétation dense de Zostera, une densité de 0,5 à 5 anguilles par 10 m^2, et il nota une fois, en hiver, une densité de 4 anguilles par mètre carré.

Dans des conditions artificielles, de très hautes densités peuvent être atteintes: Meyer-Waarden et Knoops (1968) ont obtenu une excellente croissance avec des anguilles d'étang, à raison de 1,8 anguille par mètre carré.

4.3 Natalité et recrutement

Aucune donnée fiable n'est connue.

4.4 Mortalité et morbidité

A cause, principalement, de la vie secrète des anguilles et des conditions d'environnement différentes que l'on trouve dans l'aire de l'anguille, aucune donnée fiable n'est disponible. Les facteurs affectant la mortalité sont discutés aux paragraphes 3.2, 3.34, 3.35 et 5.4. Concernant les facteurs physiques affectant la mortalité nous devons mentionner les obstacles infranchissables qui s'opposent à la migration des civelles et des anguilles, ou les aires inhabitables qu'elles atteignent, ainsi que la mortalité due à la gelée de l'eau suivie d'un manque d'oxygène (Muus, 1967).

4.5 Dynamique des populations

Deelder et de Veen (1958) ont essayé, en ce qui concerne les pêcheries de l'IJsselmeer, de calculer la conséquence d'une élévation possible de la taille légale de capture. Dans ce but, ils ont bâti un modèle à trois dimensions utilisant une formule simplifiée dérivée de celles de Beverton et Holt (1957).

$$Vw=\frac{FR}{F+M}e^{-M(t\delta^1-t\,\delta)}\left[1-e^{-(F+M)}\right]\sum_{q=0}^{t\lambda-t\delta^1-1}e^{-(F+M)q}\,W_{t(\delta^1+q+1)-(\delta^1+q)}$$

Vw : poids des captures totales annuelles
F et M: coëfficients de pêche et de mortalité naturelle
$t\delta$: moment de l'entrée dans l'IJsselmeer au stade de civelles
$t\delta^1$: moment de l'entrée dans la pêcherie
t_λ : moment de la sortie de l'IJsselmeer au stade d'anguille
R : importance moyenne du stock de civelles à l'entrée dans l'IJsselmeer
Wt : poids des anguilles au moment t

4.6 La population dans la communauté et l'écosystème

Ce sujet a été suffisamment traité dans la partie précédente du synopsis.

5 EXPLOITATION

5.1 Equipement de pêche

5.11 Engins

L'étude du rapport de Meyer-Waarden sur ce sujet est fortement recommandée (1965, 1966, 1967).

Les civelles peuvent être capturées d'une manière active ou passive, adaptée à leur comportement migratoire. Dans une pêche active les épuisettes sont utilisées en association avec une lumière artificielle pour attirer, la nuit, les civelles. Cela se produit dans les rivières qui sont envahies par de grandes masses de civelles, comme c'est le cas dans les régions de la moyenne Europe et de l'Europe méridionale, ainsi qu'en Angleterre (Severn) (Fischer et Lübbert, 1911; Deelder, 1955). Parfois une seine à mailles fines est tirée dans l'eau, p.ex., dans les écluses hollandaises.

Dans la façon passive, les civelles en migration sont incitées grâce à un mince filet artificiel d'eau douce, coulant en pente douce, à franchir la surface et à remonter la pente jusqu'à son extrémité où elles tombent dans un bassin.

Les anguilles sont capturées de diverses manières, adaptées au comportement particulier de ce poisson en relation avec les circonstances locales. Là également les méthodes de capture peuvent être classées en une catégorie active et en une catégorie passive.

L'engin actif le plus important est le chalut à anguilles, qui est interdit dans la plupart des eaux douces à cause de son action destructrice sur les stocks de poissons. Un exemple typique d'un chalut à anguilles d'eau douce est celui de l'IJsselmeer (Pays-Bas), région précédemment appelée Zuyder Zee. La pêche au chalut se pratique également en mer, p.ex., dans la baie d'Heligoland. Parfois, dans les eaux côtières les chaluts conçus dans un autre but, p.ex., les chaluts à crevettes, sont utilisés pour capturer des anguilles.

Une autre méthode active est l'emploi des foënes et des rateaux à anguilles (Went, 1952; Wundsch, 1962), soit manipulés en marchant, soit à partir d'un bateau. Les pêcheurs peuvent attraper les anguilles avec un hameçon appâté, ou "à la vermée", c'est-à-dire au moyen d'une masse de vers attachés, qui peuvent être entourés d'un morceau de bas de nylon. Avantage est pris de la ténacité des anguilles pour les hisser hors de l'eau au-dessus d'un récipient dans lequel elles tombent. Parfois des épuisettes sont aussi utilisées.

Un système d'introduction récente consiste à pêcher avec une drague électrifiée. De cette manière les pêcheurs essayent d'atteindre les emplacements autrement inaccessibles ou non pêchables, p.ex., les berges pierreuses ou encombrées de végétation, et y capturent les anguilles qui, sans cela, leur auraient échappé.

Les méthodes de pêche comportant de longues périodes d'inactivité sont nombreuses: p.ex., les nasses, les casiers, les hameçons appâtés. Avec les nasses bien connues les pêcheurs utilisent la tendance des anguilles à nager le long des parois. Un guide en filet dirige les anguilles dans le filet-nasse équipé de couloirs internes qui empêchent les anguilles d'en ressortir. Les filets-nasses sont très adaptés aux conditions locales: de petits peuvent être utilisés dans les plus petits fossés, d'autres qui sont réellement immenses sont utilisés en mer (cf. également Meyer-Waarden, 1965, et 1965, 1966, 1967; Loebell, 1965).

Les casiers à anguilles peuvent être considérés comme des petits filets-nasses avec un support solide, sans dispositif de guidage. L'agent attractif est constitué de l'appât qui est placé dans les casiers, ou par l'obscurité quand ils sont de forme tubulaire avec des parois solides. Une utile combinaison de ces dispositifs est formée par le casier appâté tubulaire, à deux entrées, qui a été récemment introduit aux Pays-Bas avec un plein succès.

Les hameçons appâtés sont d'un usage courant et doivent être attachés de manière à flotter séparément ou reliés par de courants avaçons à une longue ligne pouvant atteindre plusieurs kilomètres.

Anguilles argentées. En raison de leur activité ininterrompue, des engins stationnaires sont généralement utilisés pour capturer les anguilles argentées. Dans les rivières d'eau courante, la grande difficulté est de filtrer les anguilles sans être trop gênés par les débris flottants, si communs en automne, et sans trop barrer la rivière, ce qui aurait pour résultat de détourner les anguilles argentées. De très longs filets en forme d'entonnoir, qui possèdent une forte perméabilité, sont les seuls moyens de résoudre ce problème. Ces filets peuvent être attachés à un bâti rigide, soit reliés aux berges, soit à un barrage, de telle sorte que le courant entier soit obligé de passer au travers du filet, ou bien installés à partir d'un bateau ancré, comme cela s'est fait si fréquemment sur le Rhin (Bürger, 1926). Un type adapté est celui denommé "Scherbrett-hamen", utilisé sur quelques rivières allemandes. Ce filet, l'un des plus grands engins d'eau douce au monde, est maintenu ouvert par une planche de chalut placée obliquement dans le courant (Meyer-Waarden, 1965).

Quand le débit est faible, p.ex., dans les ruisseaux, une pêcherie efficace peut être installée, en obligeant l'eau à passer sur un ensemble de grilles horizontales, où elle passe

au travers, et où les anguilles et les autres poissons demeurent.

Dans les grandes collections d'eau ouvertes, les anguilles argentées sont principalement pêchées avec des filets-nasses géants, comme, p.ex., le long des côtes de la Baltique occidentale. Les petites surfaces à sortie étroite et sans courant d'eau important sont facilement pêchées: on barre la sortie avec des murs obliques débouchant dans une chambre de capture. Bien entendu, ces murs peuvent être construits avec n'importe quel matériel convenable dont on dispose. Des exemples bien connus de ce type de lieu de capture se trouvent à Comacchio (Lübbert, 1908).

Le long des côtes de la mer du Nord, la pêche des anguilles argentées en automne a été récemment pratiquée, en utilisant deux chalutiers, tirant un filet entre eux, réussissant ainsi à obtenir la vitesse nécessaire.

Etant donné la grande diversité des conditions locales, dans lesquelles les anguilles et les anguilles argentées sont capturées, il est matériellement impossible de décrire exactement tous les assemblages et composants constituant les engins. Tout matériau disponible et convenant peut être utilisé et est utilisé, non seulement, p.ex., le chanvre, la soie, le coton et le nylon, mais aussi, p.ex., le béton, le bois, le fer, les roseaux, etc.

A l'exception de l'emploi d'une lumière artificielle pour les civelles provenant d'une chandelle ou d'une lampe à pétrole, aucun usage pratique de la lumière, non plus que des autres agents tels que échosondage, sons, etc., n'est utilisé avec cette espèce.

5.12 Bateaux

Les diverses circonstances dans lesquelles on capture les anguilles et les anguilles argentées, déjà mentionnées, exercent également leur influence sur les bateaux. Ceux-ci s'étendent du canoé monoplace à pagaies, comme on les utilise, p.ex., dans le delta du Neretva (Yougoslavie), jusqu'aux lourds chalutiers qui peuvent résister en mer à la tempête.

5.2 Aires de capture

En beaucoup d'endroits la pêche se pratique toute l'année; dans les régions plus froides, elle est interrompue par l'hibernation des anguilles.

Les maximums de pêche se situent au moment où les eaux atteignent les températures d'été. La pêche des anguilles argentées et des civelles ne se pratique que pendant les migrations (voir 3.51).

5.4 Opérations de pêche et résultats

5.41 Effort et intensité

En raison de la multiplicité des méthodes de pêche, dans des circonstances très différentes, aucune donnée uniforme ne peut être donnée à propos des aspects de l'effort et de l'intensité de la pêche aux anguilles.

Kakes (1966) a étudié la pêche aux anguilles dans l'IJsselmeer. L'une de ses conclusions montrait que la moyenne annuelle des captures par semaine et par bateau était sensiblement constante; de plus, il y a une nette correspondance entre le total des captures et la moyenne annuelle par bateau et par semaine. Ce dernier élément est un indice sûr de "capture par unité d'effort". Kakes a aussi montré que dans l'IJsselmeer il y a une très forte corrélation entre la moyenne annuelle des captures par semaine et par bateau pour une année x et le total des civelles pêchées (voir 3.512) dans les années (x-5) jusqu'à, et l'incluant (x-8). Cette relation s'est modifiée en 1960 quand les chalutiers à anguilles de l'IJsselmeer ont commencé à utiliser des moteurs plus puissants. Dans la période qui a suivi 1960 le rendement par rapport au recrutement (civelles) était nettement plus faible que lors de la période précédente. Ce plus faible rendement fut obtenu en dépit d'un effort de pêche beaucoup plus élevé (cf. également Deelder, 1965).

Selon Deelder (1963) l'intensité de la pêche dans l'IJsselmeer s'est située aux environs de 91 pour cent dans les années qui ont suivi 1960, tandis qu'en 1957 elle était d'environ 75 pour cent (cf. également Deelder et de Veen, 1958) et en 1937 de 66 pour cent environ.

Selon Deelder (données non publiées) c'est dû à la forte intensité de pêche, principalement causée par un chalutage à moteur lourd, que le rendement par unité de surface dans l'IJsselmeer est bas: environ 10 kg/ha en 1967. Dans un autre lac hollandais, où le chalutage n'est pas permis, cette valeur était deux fois plus forte pour la même période. Quelques étendues d'eau hollandaises closes, atteignent toutefois un rendement de 60 kg/hectare.

Rasmussen (1952) a mentionné pour le lac Esrum (Danemark) (1 730 ha), une production moyenne de 7,74 kg/hectare.

5.42 Sélectivité

La dimension de capture de la ronde et glissante anguille est très dépendante de la dimension des mailles de l'engin. Des recherches comparatives sur ce sujet ont été conduites simultanément dans l'IJsselmeer (Deelder, données non publiées) avec des chaluts à anguilles ayant différentes tailles de mailles, c'est-à-dire 14, 17 et 22 mm,

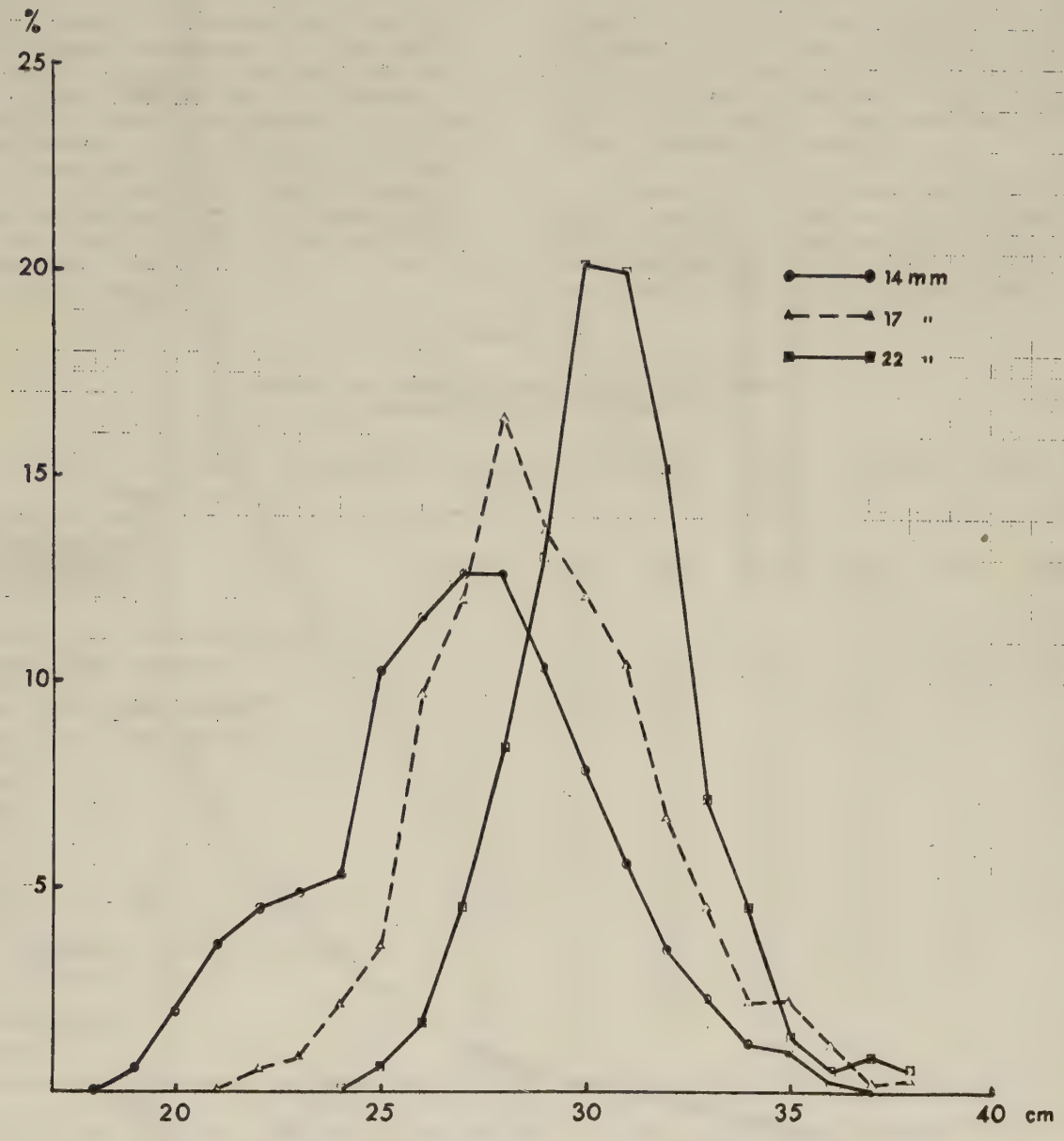

Fig. 16 Fréquence des longueurs des anguilles de l'IJsselmeer, capturées par des chaluts à anguilles à mailles de différentes tailles à la queue: 14, 17 et 22 mm respectivement, mailles étirées.
Longueurs d'anguilles arrondies au plus proche cm inférieur.

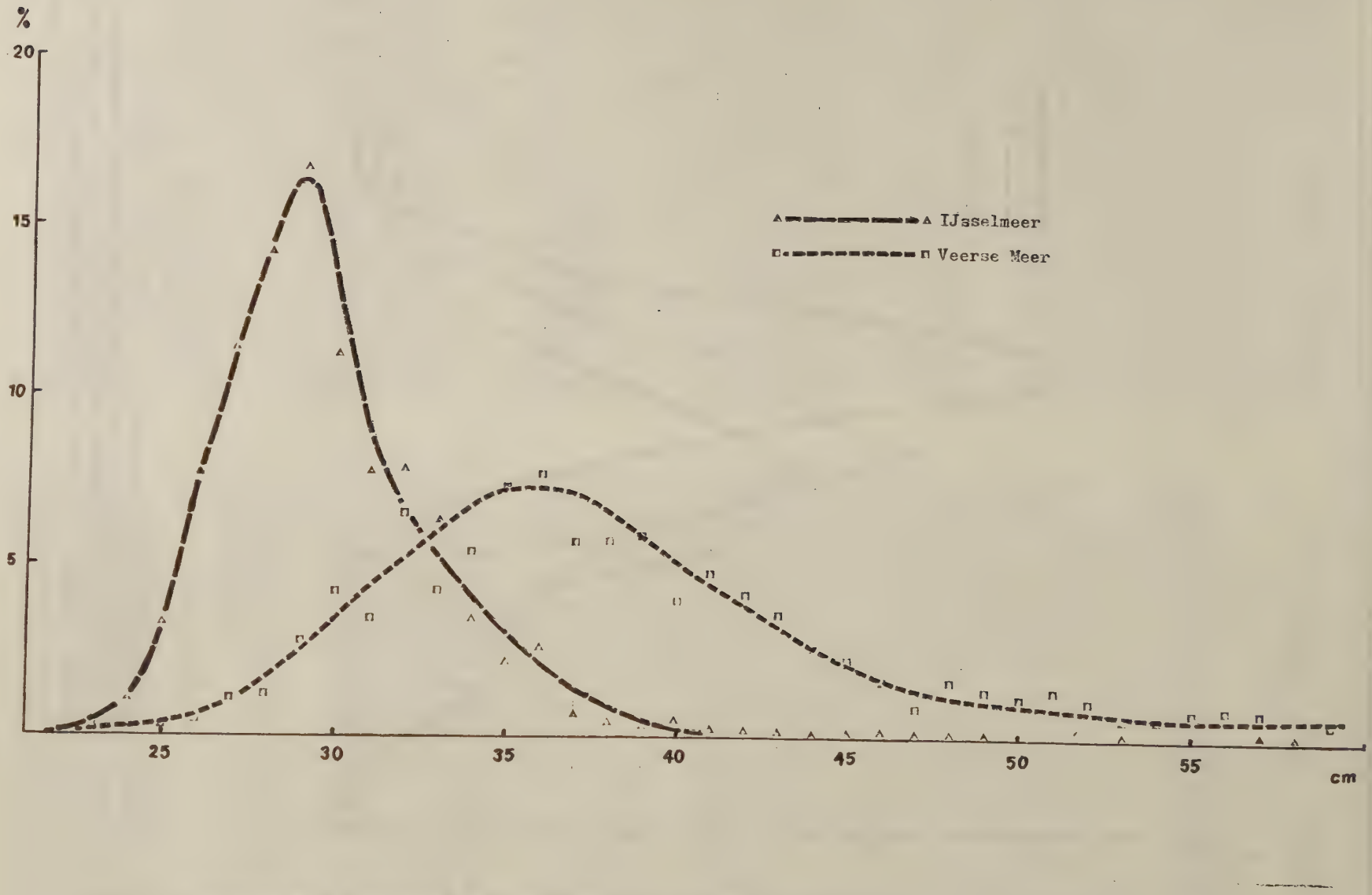

Fig. 17 Fréquences des longueurs des anguilles capturées par des filets-nasses avec la même dimension de mailles (18 mm, étirées), dans l'IJsselmeer et la Veerse Meer. Longueurs d'anguilles arrondies au plus proche cm inférieur.

quand elles sont étendues. Les résultats de ces essais sont montrés graphiquement dans la Fig. 16.

Naturellement, la dimension des hameçons, quand des hameçons appâtés sont utilisés pour la pêche à l'anguille, exerce également une action sélective; ainsi font également la dimension de l'appât, la longueur des avançons et la composition en tailles du stock d'anguilles. En fait, ce dernier caractère affecte également les captures au filet, ce qui est clairement démontré quand les captures par les filets-nasses, avec la même dimension de maille, et manoeuvrés dans deux collections d'eau séparées, sont comparées (Deelder, 1968, Fig. 16).

5.43 Captures

A cause du caractère cachottier des pêcheurs d'anguilles, il est presque impossible d'obtenir des données valables sur les captures. Une exception a été présentée par Meyer-Waarden (1965, 1966, 1967) dans sa compilation sur les divers aspects des pêcheries d'anguilles dans la République fédérale d'Allemagne.

Les annuaires statistiques des pêches de la FAO font mention de quelques totaux de captures dans plusieurs pays (Tableau VII). Certains de ces totaux ont été estimés, d'autres manquent, p.ex., ceux de la République arabe d'Egypte.

TABLEAU VII

Captures des anguilles par espèce et par pays*
(Milliers de tonnes métriques)

Espèce, pays	1958	1963	1964	1965	1966	1967	1968
Anguille européenne Anguilla anguilla	15,0	20,0	20,0	19,0	20,0	20,0	21,0
Allemagne (Rép. démocratique d')	...	1,6	1,4	1,1	1,3	...	...
Allemagne (Rép. fédérale d')	0,4	0,5	0,4	0,4	0,5	0,6	0,6
Danemark	3,3	4,0	3,3	3,2	3,7	3,5	4,3
Espagne (eaux intérieures)a/	0,5	1,5	1,6	1,2	1,2	1,2	1,2
Espagne (pêcheries marines)	...	0,4	0,7	0,5	0,5	0,4	0,3
Finlande	...	...	...	...	...	...	...
France	0,7	1,4	1,5	1,7	1,3	2,0	2,6
Irlande	0,1	0,1	0,1	0,2	0,1	0,1	0,2
Italie	2,5	4,2	3,5	3,2	3,1	3,1	3,2
Maroc	...	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3
Norvège	0,4	0,5	0,4	0,5	0,5	0,5	0,6
Pays-Bas	2,9	1,9	2,4	2,7	2,8	3,1	2,7
Pologne	1,2	1,0	1,1	0,9	1,0	1,1	1,1
R.-U. (Angleterre et Pays de Galles)	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
R.-U. (Irlande du Nord)	0,5	0,7	0,6	0,8	1,0	0,6	0,6
Suède	1,8	2,1	2,3	1,8	2,0	1,6	1,7
Tchécoslovaquie	...	0,0	0,0	0,0	-	-	-
U.R.S.S.b/	...	0,3	0,3	0,3	0,4	0,4	0,4

* Extrait des Annuaires statistiques des pêches de la FAO, Captures et débarquements, 1968

a/ Comprises également les captures des pêcheurs sportifs

b/ 1958, incluses sous la catégorie "Poissons d'eau douce divers"

6 PROTECTION ET AMENAGEMENT

6.1 Mesures réglementaires (législatives)

6.11 Limitation ou réduction de la capture totale

Aucun exemple n'est connu de limitation d'efficacité des unités de pêche du total des captures (contingentement). La limitation du nombre des unités de pêche (pêcheurs), qui peut être rencontrée çà et là dans les eaux continentales, résulte davantage d'une nécessité d'assurer un revenu convenable, que du désir de protéger les anguilles.

6.12 Protection de parties de populations

La protection de parties de populations d'anguilles est renforcée en quelques endroits seulement, avec l'idée de réserver les très petites anguilles de peur que les revenus des pêcheurs d'anguille ne s'amoindrissent. La protection peut être basée sur une diminution de la longueur ou du poids autorisés. Quelques exemples peuvent être mentionnés ici: Pays-Bas, 28 cm; Irlande du Nord, 5 oz (= 141,6 g); Pologne, 125 grammes.

6.5 Mise en charge artificielle

Il n'est pas possible de dépister tous les programmes de mise en charge qui se sont déroulés avec l'anguille et les civelles; ils sont de nature, nationale, internationale et même continentale. Par exemple, en 1969, 50 t de civelles ont été transportées de France au Japon.

7 AQUACULTURE EN ETANG

Bien que des essais renouvelés aient eu lieu dans cette voie, la culture de l'anguille européenne en étang n'est pas encore sûre du succès. Des résultats remarquables ont été atteints par Koops (1966) qui a obtenu dans un étang de 700 m^2 une augmentation de production d'été de 190 kg, en démarrant avec 350 kilogrammes.

Récemment Meske (1968) a obtenu en un seul été une croissance de civelles maintenues en aquarium, où elles se sont métamorphosées en anguilles, et ont atteint des poids de 124, 110, 92, 83 et 80 g, etc., en même temps que des anguilles de 1 gramme.

8 REFERENCES

Anslijn, N., 1828 Systematische beschrijving dierenrijk. 4. Visschen. Leyden, pp. 226-8

Bartels, W., 1922 Zur Kenntnis der mikroskopischen Anatomie von Leptocephalus brevirostris im Vergleich zum jungen Flussaal. Jena Z.Naturw., 58 (N.F.51) (2):319-68

Bemmelen, A.A.v., 1866 Lijst van Visschen. In Voor eene fauna v.Nederland.3., par J.A. Herklots-Bouwstoffen, Leyden, pp. 388-91

Berg, L.S., 1949 Freshwater fishes of the U.S.S.R. and adjacent countries. 3. Anguillidae-Zetrodontidae. Moskva, pp. 929-1382. Paru aussi comme ETC TT-63-11057:520 p. (1965)

Berry, J., 1935 Some factors governing the freshwater development of Salmo salar and their influence in limiting the maximum output of migrant smolts. St. Andrew's University, Thèse, 398 p. (Inédit.)

Bertelsen, E., 1967 Dana's togt til Sargassohavet. Skr.Danm.Fisk.-og Havunders., 27:10-4

Bertin, L., 1956 Eels, a biological study. Londres, Cleaver-Hume Press Ltd., 192 p.

Beverton, R.J.H. et S.J. Holt, 1957 On the dynamics of exploited fish populations. Londres, MacMillan, 533 p.

Bicker Caarten, A., 1946 Molenleven in Rijnland. Leyden, Sijthoff. 155 p.

Blanchard, E., 1880 Les poissons des eaux douces de la France. Paris, J.B. Baillère et fils, 2e éd., pp. 490-502

Boëtius, I. et J. Boëtius, 1967 Studies on the European Eel, Anguilla anguilla (L.). Meddr.Danm.Fisk.-og Havunders., 4(8-11):339-405

Boëtius, J., 1967 Experimental indication of lunar activity in European silver eels, Anguilla anguilla (L.). Meddr.Danm.Fisk.-og Havunders., 6(1):1-6

Boëtius, J. et al., 1962 Studies of ovarial growth induced by hormone injections in the European and American eel (Anguilla anguilla L.) and (Anguilla rostrata Le Sueur). Meddr.Danm.Fisk.-og Havunders., 3(7-12):183-98

Bonaparte, C.L.P., 1846 Catalogo metodico dei pesci europei. Naples, Stamperia e cartiere del Fibreno, 97 p.

Bräutigam, R., 1961 Ueber Versuche zur Intensivierung des Blankaalfanges durch die Kombination von Lichtsperren und Grossreusen und ihre grundsätzlichen Bedingungen. Fisch.-Forsch., 4(1):19-25

Brongersma, L.D., 1967 Guide for the identification of stranded turtles on British coasts. Publs Br.Mus. nat.Hist., (659):22 p.

Bürger, F., 1926 Die Fischereiverhältnisse im Rhein im Bereich der Preussischen Rheinprovinz. Z.Fisch., 24:217-400

Butschek, V. et J. Hofbauer, 1956 Versuche über die Schädigung von Aalen durch Kaplanturbinen. Arch. FischWiss., 7:178-84

Byczkowska-Smyk, W., 1958 The respiratory surface of the gills in teleosts. 2. Acta biol.Cracov.(Ser. Zool.), 1:83-97

Carlisle, C.P. et E.J. Denton, 1959 On the metamorphosis of the visual pigments of Anguilla anguilla L. J.mar.biol.Ass.U.K., 38(1):97-102

Christiansen, M. et A.J.C. Jensen, 1950 On a recent and frequently occurring tumor disease in eel. Rep. Dan.biol.Stn., 51:29-44

Costa, O.G., 1850 Storia ed anatomia dell'anguilla. In Fauna del Regno di Napoli, Napoli, pp. 1-56

Couch, J., 1865 A history of the fishes of the British Islands. 4. Londres, Groombridge and Sons, 306 p.

Creutzberg, F., 1961 On the orientation of migrating elvers (Anguilla vulgaris Turt.) in a tidal area. Neth.J.Sea Res., 1(3):257-338

Dahl, J., 1967 Some recent observations on the age and growth of eels. Proc.Br.Coarse Fish Conf., 3:48-52

d'Ancona, U., 1938 Anguilla anguilla L. - Faune ichtyologique de l'Atlantique Nord. Classification. Copenhague, Conseil permanent international pour l'exploration de la mer

_____, 1943 Nuove ricerche sulla determinazione sessuale dell'Anguilla. Archo-Oceanogr.Limnol., 3(3):159-269

_____, 1958 Comparative biology of eels in the Adriatic and in the Baltic. Verh.int.verein theor. angew.Limnol., 13:731-5

_____, 1959 Distribution of the sexes and environmental influence in the European eel. Archs Anat. microsc.Morph.exp., 48bis:61-70

_____, 1959a Old and new solutions to the eel problem. Nature, Lond., 183-1405

_____, 1960 The life cycle of the Atlantic eel. Symp.zool.Soc.Lond., (1):61-75

Day, F., 1880-84 The fishes of Great Britain and Ireland. Londres, pp. 240-53

Deelder, C.L., 1949 Addendum on the orientation of migrating animals. Bijdr.Dierk., 28:503-4

_____, 1952 On the migration of the elver (Anguilla vulgaris L.) at sea. J.Cons.perm.int.Explor. Mer, 18(2):187-218

_____, 1953 Over de trek van de schieraal. Viss.Nieuws, 5(11):124-5

_____, 1954 Factors affecting the migration of the silver eel in Dutch inland waters. J.Cons.perm.int. Explor.Mer, 20(2):177-85

_____, 1954a Onderzoekingen omtrent de trek van glasaal. Driemaand.Ber.Zuiderzeewerken, 35, (3): 117-9

_____, 1955 Het Glasaalstation te Epney (Glos). Viss.Nieuws, 8(5):73-7

_____, 1957 Een merkwaardige eigenschap van schieraal. Viss.Nieuws, 9(10):158-9

_____, 1957a On the growth of eels in the Ijsselmeer. J.Cons.perm.int.Explor.Mer, 23(1):83-8

_____, 1958 On the behaviour of elvers (Anguilla vulgaris Turt.) migrating from the sea into fresh water. J.Cons.perm.int.Explor.Mer, 24(1):136-46

_____, 1960 Ergebnisse der holländischen Untersuchungen über den Glasaalzug. Arch.FischWiss., 11(1):1-10

Deelder, C.L., The Atlantic eel problem. Nature, Lond., 185(4713):589-91
1960a

_____, Enkele aspecten van de tegenwoordige IJsselmeervisserij. Rapport. 30 p.
1963

_____, The influence of increased fishing-intensity on an eel-stock. Proc.Br.Coarse Fish.Conf.,
1965 2:57-64

_____, Een vergelijking tussen de aalstanden van twee verschillende wateren. Visserij, 21(3):
1968 112-4

Deelder, C.L. et J.F. de Veen, A calculation on the fishing intensity of the eel trawl on the
1958 IJsselmeer. Arch.néerl.Zool., 13(Suppl.1):461-

de la Pylaie, Recherches sur les poissons de l'océan. In Congrès scient. de France, Poitiers
1834

de Ligny, W., Serological and biochemical studies on fish populations. Oceanogr.mar.Biol., (7):
1969 411-513

Drilhon, A. et al., Les groupes de transferrines chez Anguilla anguilla. C.r.hebd.Séanc.Acad.Sci.,
1966 Paris (D), 262:1315-8

_____, Les groupes de transferrines chez Anguilla anguilla. C.r.hebd.Séanc.Acad.Sci., Paris
1967 (D), 265:58-60, 1096-8

Eckström, S., Die Fische in den Scheeren von Mörkö. 142 p.
1835

Edelstam, C.G., Long range navigation in animals. Report Grant AF-EOAR 63-6 Stockholm, OAR-USAF.
1965

Ege, V., A revision of the genus Anguilla Shaw: a systematic phylogenetic and geographical study.
1939 Dana.Rep., (16):256 p.

Ehrenbaum, E., Der Flussaal. Anguilla vulgaris Turt. Handb.Binnen-Fisch.Mitteleur., 3(4):155-217
1929

Fine, J.M. et al., Existence de groupes sériques chez Anguilla anguilla L. C.r.hebd.Séanc.Acad.Sci.,
1964 Paris, 258(13):753-9

Fischer, F. et H. Lübbert, Die Organisation des Bezuges von Aalbrut aus England für deutsche Gewässer.
1911 Z.Fisch., 15:17-60

Fischer, J.E., Der Aal hat viele Namen. Allg.Fisch.Ztg., 86:174
1961

Fontaine, M. et al., Sur la maturation des organes génitaux de l'anguille femelle (Anguilla anguilla
1964 L.) et l'émission spontanée des oeufs en aquarium. C.r.hebd.Séanc.Acad.Sci., Paris,
259:2907-10

Ford, E., Changes in length during the larval life and metamorphosis of the freshwater eel (Anguilla
1931 vulgaris Turt.). J.mar.biol.Ass.U.K., 17:987-1000

Fries, B., C.U. Ekström et C. Sundevall, A history of Scandinavian fishes. Stockholm, 1023-36
1895

Frost, W.E., The age and growth of eels (Anguilla anguilla) from the Windermere catchment area.
1945 J.Anim.Ecol., 14(1+2):26-36, 106-24

_____, Observations on the food of eels (Anguilla anguilla) from the Windermere catchment area.
1946 J.Anim.Ecol., 15(1):43-53

Frost, W.E., 1950 The eel fisheries of the River Bann, Northern Ireland, and observations on the age of the silver eels. J.Cons.perm.int.Explor.Mer, 16:358-83

_____, 1952 Predators on the eggs of char in Windermere. Salm.Trout Mag., 136:192-6

Gandolfi-Hornyold, A.G., 1929 Recherches sur le sexe et l'âge de la petite anguille jaune en Anjou. Bull.Soc.zool.Fr., 54

Gemeroy, D. et A. Boyden, 1961 Preliminary report on precipitin tests with American and European eel sera. Bull.serol.Mus., New Brunsw., (26):7-8

Gesner, C., 1575 Fischbuch, das ist ein kurtze, doch vollkomne Beschreybung aller Fischen so in dem Meer und süssen Wasseren jr Wonung habend. Zürich, CLXXVII B - CLXXIX B

Geyer, F. et H. Mann, 1940 Beiträge zur Atmung der Fische. 3. Z.Avergl.Physiol., 27:429-33

Gilson, G., 1908 L'anguille: sa reproduction, ses migrations et son intérêt économique en Belgique. Ann.Soc.r.Zool.malacol.Belg., 43:7-58

Grassi, B. et S. Caladruccio, 1897 Riproduzione e metamorfosi delle anguille. G.Ital.Pesca e Acquicult., 7:193-208; 8:225-33. Also issued as Allg.Fisch Ztg., 22:402-8, 423-8

Guichenot, A., 1850 Exploration scientifique de l'Algérie. In Histoire naturelle des Reptiles et des Poissons. Paris, p. 111

Günther, A., 1870 Catalogue of the fishes in the British Museum. 8. Londres, pp. 28-31

Havinga, B., 1943 Het schier worden der aal. Driemaandelijksch overzicht Dep.Landb. en Visscherij.Afd. Wiss., Juli, Aug. Sept. :14-20

_____, 1945 Rapport betreffende de visscherij en den vischstand op het IJsselmeer. Rapp.inédit., 114 p.

Heckel, J. et R. Kner, 1958 Die Süszwasserfische der Oestreichischen Monarchie. Leipzig, 8:319-26

Hegemann, M., 1958 Beiträge zur Biologie des Hechtes im Brachwassergebiet des Greifswalder Boddens. Z.Fisch., 7(3-6):459-76

Heldt, H., 1928 Premières captures de civelles dans le Lac de Tunis. Notes Stn.océanogr.Salammbô, (9)

Heldt, H. et H. Heldt, 1929 Les civelles du Lac de Tunis. Bull.Stn.océanogr.Salammbô, (14):1-14

_____, 1930 Sur les modalités de l'empoissonnement en anguilles du Lac de Tunis. Notes Stn. océanogr.Salammbô, 13:5-12

_____, 1943 Heusden, G.P.H., De Trek van den Glasaal naar het IJsselmeer. Thèse, Utrecht, 152 p.

Jacobsen, J.P. et A.C. Johansen, 1922 On the causes of the fluctuations in the yield of some of our fisheries. 2. The eel fisheries. Meddr.Komm.Danm.Fisk.-og Havunders., (Fisk.), 6(9)

Jasiński, A., 1961 Structure and vascularization of the pituitary body of Teleosts. Part 1. The eel (Anguilla anguilla L.). Acta biol.Cracov.(Zool.)1, 4:79-88

Jens, G., 1952-53 Ueber den lunaren Rhythmus der Blankaalwanderung. Arch.FishWiss., 4:94-110

Johansen, A.C., 1905 Remarks on the life history of the young postlarval eel (Anguilla vulgaris Turt.). Meddr.Komm.Danm.Fisk.-og Havunders.(Fisk.), 1(6):1-9

Jones, J.W., 1959 Eel migration. Nature, Lond., 184:1281

Kakes, P., 1966 Berekening van de vangst per tijdseenheid voor enige aalvisbedrijven op het IJsselmeer. (Rapp.inédit.)

Kaup, J.J., 1856 Catalogue of apodal fish in the collection of The British Museum, London, pp. 32-54

Keys, A.B. et E.N. Willmer, 1932 'Chloride-secreting cells' in the gills of fishes with special reference to the common eel. J.Physiol., Lond., 76:368-78

Koendzinsj, M., 1958 The problem of eel migrations in rivermouths. Ryb.khoz., 1958 (3):17-8

Koops, H., 1966 Ein Fütterungsversuch mit Salzaalen in der Flussteich-wirtschaft Müden an der Mosel. Arch.FischWiss., 17(1):36-44

Korringa, P., 1947 Relations between the moon and periodicity in the breeding of marine animals. Ecol. Monogr., 17:347-81

Krogh, A., 1904 Some experiments on the cutaneous respiration of vertebrate animals. Skand.Arch.Physiol., 16:348-57

Krøyer, H., 1853 Danmarks Fiske. 3. Copenhague, pp. 616-7

Linnaeus, C., 1758 Caroli Linnaei "Systema Naturae". Ed.Decima, Reformata Holmiae 1758. pp. 244-5

Lissner, H., 1923 Das Gehirn der Knochenfische. Wissensch.Meeresunters. (Helgoland), 14(2):125-88

Loebell R., 1965 So fängt man Aale. Hamburg, Paul Parey, 100 p.

Lowe, R.H., 1952 The influence of light and other factors on the seaward migration of the silver eel (Anguilla anguilla L.). J.Anim.Ecol., 21:275-309

Lübbert, H., 1908 Der Aalfang in der Lagune von Comacchio. Mitt.dt.SeefischVer., 24(8):394-404

_____, 1923 Aufstieg von Glasaalen in der Elbe im Jahre 1923. Fischerbote, 15:133-4

_____, 1930 Beobachtungen über den Aufstieg und die Grössenverhältnisse von Glasaalen in Aegypten. Fischerbote, 22:377-83

Lühmann, M. et H. Mann, 1956 Beobachtungen über die Blumenkohlkrankheit der Aale. Arch.FischWiss., 7: 229-39

_____, 1958 Wiederfänge markierter Elbaale vor der Küste Dänemarks. Arch.FischWiss., 9:200-2

Määr, A., 1947 Ueber die Aalwanderung im Baltischen Meer auf Grund der Wanderaalmarkierungsversuche im Finnischen und Livischen Meerbusen in den Jahren 1937-1939. Rep.Inst.freshwat.Res. Drottningholm, (27):1-56

_____, 1949 The migration speed of silver eel (Anguilla vulgaris L.) in the Baltic. Apophoreta Tartuensia, Stockholm, pp. 421-7

Malm, A.W., 1877 Göteborgs och Bohusläns Fauna. Göteborg, 674 p.

Mann, H., 1960 Untersuchungen über die Hälterung Von Aalen. Arch.FischWiss., 11(2):145-51

Mann, H., Der Aalaufstieg in der Aalleiter an der Staustufe Geesthacht. Fischwirt, 11:69-74
1961

_____, Beobachtungen über den Aalaufstieg in der Aalleiter an der Staustufe Geesthacht im
1963 Jahre 1961. Fischwirt, 13:182-6

_____, Ueber das Rückkehrvermögen verpflanzter Flussaale. Fischwirt, 15:177-87
1965

Menzies, W.J.M., The common eel. Salm.Fish., Edinb., (6)
1933

_____, The run of elvers in the river Bann, Northern Ireland. J.Cons.perm.int.Explor.Mer,
1936 9:249-59

Meske, Ch., Warmwasseraufzucht von Glasaalen. Fischwirt, 18(12):297
1968

Meyer, P.F., Die Beeinflussung des Blankaalfanges an der Rügenschen Küste durch meteorologische und
1938 kosmische Faktoren. Z.Fisch., 36:643-67

Meyer, P.F. et H. Kühl, Welche Milieufaktoren spielen beim Glasaalaufstieg eine Rolle? Arch.Fisch-
1952-53 Wiss., 4:87-94

Meyer-Waarden, P.F., Der Aal. Eine kleine Monographie über einen weltberühmten Wanderfisch.
1965 Hamburg, Keune Verlag, 100 p.

_____, Die Aalwirtschaft in der Bundesrepublik Deutschland. Teil 2. Wege zu ihrer
1966 Intensivierung. Arch.FischWiss., 17(1):131-275

_____, Die Aalwirtschaft Baiheft in der Bundesrepublik Deutschland. Teil 3. Wege zu ihrer
1967 Intensivierung. Arch.FischWiss., 18(1):277-494

_____, Die Aalwirtschaft in der Bundesrepublik Deutschland. Teil 4. Massnahmen zur
1967a Intensivierung der Aalwirtschaft in der Bundesrepublik. Eine Schlussbetrachtung. Arch.
FischWiss., 18(2):495-567

Meyer-Waarden, P.F. et H. Koops, Qualitätsbeurteilungen von gefütterten Teichaalen. Fischwirt,
1968 18(3):57-61

Mohr, H., Ueber Reaktionen des Aals auf chemische Reize. Fischwirt, 19(3):62-5
1969

Moreau, E., Histoire naturelle des Poissons de la France. 3. Paris, pp. 560-4
1881

Morrison, N., Hibernation of the Common Eel. Fishg News, 17(820):34
1929

Muir Evans, H., A comparative study of the brains in Pleuronectidae. Proc.r.Soc.I(B), 122:308-43
1937

_____, On some seasonal changes in the pituitary gland of the eel. Br.Med.J., 6th April:565-7
1940

Muus, B.J., The fauna of Danish estuaries and lagoons. Meddr.Danm.Fisk.-og Havunders., 5(1):1-316
1967

Neubaur, R., Aenderungen der Umwelt beim Aufstieg der Jungaale. Z.Fisch., 31:491-513
1933

Nicol, J.A.C., The biology of marine animals. Londres, I.Pitman & Sons Ltd., 707 p.
1960

Nilsson, S., Aufenthalt, Lebensweise, Nahrung und Fortpflanzung des Süsswasser-Aales (Muraena
1860 anguilla Linn.). Zeitsch.f.die gesammten Naturwiss., 15(7/8):15-31

Nolte, W., Die Blankaalfischerei mit grossen Reusen an den Küsten Rügens. Z.Fisch., 36:681-725
1938

Nordqvist, O.F., Aalstudien. Ark.Zool., 11:6
1917

Paget, G.W., The ascent of elvers in Egyptian waters. Nature, Lond., 111:290
1923

Pantelouris, E.M. et R.H. Payne, Genetic variations in the eel. Genet.Res., 11(3):319-25
1968

Parry, G., Osmotic adaptation in fishes. Biol.Rev., 41:392-444
1966

Petersen, C.G.J., The influence of light on the migrations of the eel. Rep.Dan.Biol.Stn., 14:3-9
1906

Postma, H. et J. Verwey, Resultaten van hydrografisch Onderzoek in de Waddenzee. Tijdschr.K.ned.
1950 aardrijskr.Genoot., 67(3):294-327

Precht, H., Beiträge zur Temperaturadaptation des Aales. (Anguilla vulgaris L.). Z.Physiol., 44:
1961 451-62

Rasmussen, C.J., Two Danish finds of female eels (Anguilla anguilla) in spawning or partial spawning
1951 dress. Rep.Dan.Biol.Stn., 35-9

_____, Size and age of the silver eel (Anguilla anguilla L.) in Esrum Lake. Rep.Dan.Biol.Stn.,
1952 54:3-36

Redi, F., Osservazioni - intorno degli animali viventi che si trovano negli animali viventi.
1684 Florence

Reichenbach-Klinke, H.H., Krankheiten und Schädigungen der Fische. Stuttgart, Gustav Fischer Verlag,
1966 389 p.

Risso, A., Histoire naturelle des principales productions de l'Europe Méridionale et particulièrement
1826 de celles des environs de Nice et des Alpes Maritimes. 3. Paris, pp. 198-200

Rogers, A., An appraisal of the feeding habits of the eel Anguilla anguilla in the Cottage River.
1964 Rep.Salm.Res.Trust Ireland, 1964:54-9

Rumphorst, H., Die Blankaalfischerei im Kreise Rügen. Z.Fisch., 28:404-32
1930

Schäffer, E., Aale auf dem Lande. Fischerbote, 11:232-5
1919

_____, Beobachtung der Blankaalwanderung im Scheinwerferlicht. Fischerbote, 21(20):316-8
1929

Schäperclaus, W., Die Blumenkohlkrankheit der Aale und anderer Fische der Ostsee. Z.Fisch., 2:105-24
1953

_____, Fisch-Krankheiten. Berlin, Akademie Verlag. 708 p.
1954

Scheer, D., Ein Aal mit Nierengeschwulst. Z.Fisch., 32:585-6
1934

Schiemenz, P., Was frisst der Aal? Fischerbote, 2:197-200
1910

Schmeidler, E., Entwicklung des Glasaalaufstieges in der Ems, seine zeitliche Begrenzung und die auf
1957 ihn einwirkende Wassertemperatur. Z.Fisch., 6:141-4

Schmeidler, E., 1963 Beobachtungen über die mengenmässige Entwicklung und den zeitlichen Ablauf des Glasaalaufstieges in der Ems bei Herbrum von 1950-1962. Dt.gewässerk.Jb.(Mitt.), 7:84-6

Schmidt, J., 1906 Contributions on the life-history of the eel (Anguilla vulgaris Flem.). Rapp.P.-V.Réun. Cons.perm.int.Explor.Mer, 5:137-274

_____, 1912 Danish researches in the Atlantic and Mediterranean on the life-history of the freshwater eel (Anguilla vulgaris Turt.) with notes on other species. Int.Rev.ges.Hydrobiol. Hydrogr., 5:317-42

_____, 1914 On the classification of the freshwater eels (Anguilla). Meddr.Komm.Danm.Havunders. (Fisk.), 4(7):1-19

_____, 1922 The breeding places of the eel. Phil.Trans.r.Soc., Lond., 211:179-208

_____, 1923 Die Laichplätze des Flussaales. Int.Rev.ges.Hydrobiol.Hydrogr., 11:1-40

_____, 1928 Danish fisheries investigations in the Atlantic and adjacent seas. Rapp.P.-V.Réun.Cons. perm.int.Explor.Mer, 47(3):103-122

Scholte, J.G.J., 1954 Microseismen. Koninklijk Nederlands Meteorologisch Instituut 1854-1954. Den Haag, Staatsuitgeverij. 469 p.

Schräder, Th., 1930 Ueber die Missbildungen der Wirbelsäule bei Fischen, insbesondere über die Wellenkrümmung (Plekospondylie) beim Aal (Anguilla vulgaris). Z.Fisch., 28:495-543

Shaw, G., 1803 General zoology or systematic natural history, 4 (1), Londres, 15-9

Sick, K. et al., 1967 Haemoglobin pattern and chromosome number of American, European and Japanese eels (Anguilla). Nature, Lond., 193:1001-2

_____, 1967a Haemoglobin Polymorphism of the American freshwater eel Anguilla. Nature,Lond., 214: 1141-2

Siebold, C.Th.E. von, 1863 Die Süsswasserfische von Mitteleuropa. Leipzig, Engelmann, 431 p.

Sinha, V.R.P. et J.W. Jones, 1966 On the sex and distribution of the freshwater eel (Anguilla anguilla). J.Zool., Lond., 150:371-85

_____, 1967 On the food of the freshwater eels and their feeding relationship with the salmonids. J.Zool., Lond., 153:119-37

_____, 1967a On the age and growth of the freshwater eel (Anguilla anguilla). J.Zool., Lond., 153:99-117

_____, 1967b The Atlantic eel problem. Proc.Br.Coarse Fish.Conf., 3:70-3

Sörensen, J., 1950 An investigation of some factors affecting the upstream migration of the eel. Rep.Inst. freshwat.Res.Drottningholm, 32:126-72

Strubberg, A., 1913 The metamorphosis of elvers as influenced by outward conditions. Meddr.Kommn. Havunders.(Fisk.), 4(3):1-11

Svärdson, G., 1949 Eels (Anguilla anguilla) found in Sweden in partial nuptial dress. Rep.Inst.freshwat. Res.Drottningholm, 29:129-34

_____, 1967 Vad kostar ålen i Kräftor - Information fran Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm, 10: 1-19

Sverdrup, H.U., M.W. Johnson et R.H. Fleming, 1952 The oceans, their physics, chemistry and general biology. New York, Prentice-Hall. 1060 p.

Swainson, W., The natural history of fishes, amphibians and reptiles. 2. Londres, pp. 195
1839

Teichmann, H., Das Riech-vermögen des Aales. Naturwissenschaften, 44(7):242
1957

Tesch, F.W., Weiterer Fund eines Steines in der Leibeshöhle eines Aales (Anguilla vulgaris Turt.).
1958 Nachr.naturw.Mus.Aschaffenb., 60:61-2

_____, Verhalten der Glasaale (Anguilla anguilla) bei ihrer Wanderung in den Aesturrien
1965 deutscher Nordseeflüsse. Helgoländer wiss.Meeresunters., 12:404-19

_____, Homing of eels (Anguilla anguilla) in the southern North Sea. Mar.Biol., 1(1):2-9
1967

Thumann, M.E., Ein goldgel ber Aal aus der Havel. Z.Fisch., 2(5/6):321-5
1953

Thurow, F., Ueber den Trockensubstanz- und Fettgehalt von Aalen aus der Kieler Bucht und der Kieler
1957 Förde. Arch.FischWiss., 8(1/2):79-93

_____, Untersuchungen über die spitz- und breitköpfigen Varianten des Flussaales. Arch.
1958 FischWiss., 9(2):79-96

_____, Ueber Fangerträge und Wachstum des Aales in der vestlichen Ostsee. Z.Fisch., 8:597-626
1959

Timmermann, Aalsterben durch Massenbefall mit Ichthyophthirius. Fisch.Ztg., 42(29):344
1939

Trybom, F. et G. Schneider, Das Vorkommen von "Montées" und die Grösse der kleinsten Aale in der
1908 Ostsee und deren Flüssen. Rapp.P.-V.Réun.Cons.perm.int.Explor.Mer, 9:60-5

Tucker, D.W., A new solution to the eel problem. Nature, Lond., 183:495-501
1959

Ubisch, L.v., Stimmen die Ergebnisse der Aalforschung mit Wegeners Theorie der Kontinentalverschie-
1924 bungen überein? Naturwissenschaften, 24:345-8

Valenciennes, M.A., Ichtyologie des Iles Canaries ou histoire naturelle des Poissons. 88-90
1836-44

Veen, J.F. de, On the phenomenon of soles (Solea solea L.) swimming at the surface. J.Cons.perm.int.
1967 Explor.Mer, 31(2):207-36

von Fritsch, K., Die Bedeutung des Geruchsinnes im Leben der Fische. Naturwissenschaften, 29(22/23):
1941 321-33

Walter, E., Der Flussaal. Neudamm, Neumann. 346 p.
1910

_____, Ein Flussaal von 12 Pfund Gewicht. Fisch.Ztg., 19(15):154
1916

Went, A.E.J., The Galway fishery. Proc.r.Irish Acad., 49(C5):187-219
1944

_____, Irish fishing spears. J.r.Soc.Antiquaries Ire., 82(2):109-34
1952

Westenberg, J., Acoustical aspects of some Indonesian fishes. J.Cons.perm.int.Explor.Mer, 18(3):
1952 311-25

Wheeler, A., The fishes of the British Isles and North-West Europe. Londres, H.M. Stationery Office,
1969 615 p.

Wiedemann Smith, S., 1968 Otolith age reading by means of surface structure examination. J.Cons.perm.int. Explor.Mer, 32(2):270-7

Wiehr, H., 1932 Ueber die Chemie und Biologie der Fettsubstanzen vom Aal (Anguilla vulgaris). Z.Fisch., 30:169-96

_____, 1967 Beschaffung von Aalbrut und Satzaalen in der Bundesrepublik. Arch.FischWiss., 18 (1e Beih.):467-73

Willemse, J.J., 1966 Geen palingkuit maar parasieten. Voor door Visser, 2(6):208-11

Wolter, R., 1960 Die Vibrio-anguillarum-Zeuche im Stralsund und Greifswalder Bodden. Z.Fisch., 9:763-8

Wulff, A., 1921 Schwedische Untersuchungen über den Flussaal. Fischerbote, 13:406-11

Wunder, W., 1927 Sinnesphysiologische Untersuchungen über die Nahrungsaufnahme bei verschiedenen Knochenfischarten. Z.Physiol., 6:67-98

_____, 1967 Ueber die Giftigheit des Fischblutes. Fischwirt, 17(8):207-9

Wundsch, H.H., 1953 Das Vorkommen von Aalen in "vorgeschrittenen Reifezustand" in einem märkischen Binnengewässer. Z.Fisch., 21:1-18

_____, 1962 Noch einiges zum Gebrauch der "Aalspeere" an der Ostseeküste der Deutschen Demokratischen Republik. Fisch.Ztg., 9(7):206-9

Yarrell, W., 1836 A history of British fishes. 1ère éd., Londres:284-30

_____, 1849 A history of British fishes. 1. 3ème éd., Londres :44-67

Anon., 1939 Ein Riesenaal. Fisch.Ztg., 42(29):344

EXPOSÉS SYNOPTIQUES DE DONNÉES BIOLOGIQUES INTÉRESSANT LA PÊCHE

Ce document fait partie d'une série d'études synoptiques de données biologiques portant sur les espèces d'organismes aquatiques d'importance économique. L'objectif premier de cette série est de faciliter aux biologistes des pêches l'accès à l'information existante en la présentant selon un plan standardisé et, ce faisant, d'attirer l'attention sur les lacunes existant dans nos connaissances. Nous espérons que les études de cette série seront utiles, non seulement à ceux qui entament des recherches sur les espèces considérées ou sur des espèces voisines, mais également, en favorisant l'échange de connaissances et en fournissant une documentation de base pour l'étude comparative des ressources halieutiques, à ceux qui travaillent déjà sur ces espèces. Ces études synoptiques sont remises à jour de temps en temps lorsque de nouvelles connaissances permettent la révision soit du document dans son ensemble, soit de certains chapitres.

Les séries de documents correspondants sont publiées sous les références suivantes:

FAO	Synopsis sur les pêches N° qui a remplacé depuis le 1er janvier 1963	FIR/S
	Biology Synopsis No.	FB/S
CSIRO	Fisheries Synopsis No.	DFO/S
USFWS/FAO	Fisheries Synopsis No.	NMF/S

Les informations présentées dans les synopsis publiés dans ces séries sont compilées suivant le schéma standardisé décrit dans le document FIb/SI Rev. 1(1965)

La FAO, le CSIRO et l'USFWS cherchent à s'assurer la collaboration d'autres organisations et de chercheurs pour la préparation de synopsis portant sur des espèces qui leur sont familières et acceptent avec plaisir toute offre de participation à cette tâche. Des additions et des corrections aux synopsis déjà publiés sont également les bienvenues. Tout commentaire y compris des suggestions relatives à l'expansion du plan standardisé, ainsi que les demandes de renseignements doivent être adressés aux coordonnateurs et aux éditeurs des organisations qui publient ces ouvrages, à savoir:

USFWS:

Chief, Scientific Publication Unit
National Marine Fisheries Service
Bldg. 67, Naval Support Activity
Seattle, Washington 98115, USA

FAO:

Fishery Resources Division
Marine Biology and Environment Branch
Food and Agriculture Organization
of the United Nations
Via delle Terme di Caracalla
00100 Rome, Italy

CSIRO:

Scientific Editor
CSIRO Division of Fisheries
and Oceanography
Box 21
Cronulla, N.S.W.
2230 Australia

La liste des espèces ou groupes couverts par les synopsis déjà publiés ou en cours de préparation est publiée de temps en temps. Les demandes d'exemplaires doivent être adressées à l'organisation qui a publié le synopsis correspondant.

Depuis janvier 1971 les exposés synoptiques suivants ont été publiés dans cette série:

FIRM/S84	Synopsis of biological data on haddock *Melanogrammus aeglefinus* (Linnaeus) 1758	Décembre 1971
FRm/S87	Synopsis of biological data on *Laminaria hyperborea*	Décembre 1971
FIRM/S85	Synopsis of biological data on the green turtle *Chelonia mydas* (Linnaeus) 1758	Décembre 1971
FIRM/S88	Exposé synoptique des données biologiques sur la moule *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck 1819)	Décembre 1972
FIRM/S89	Exposé synoptique des données biologiques sur la laminaire digitée *Laminaria digitata*	Mai 1973
FIRI/S80 (Fr) Rev.1	Exposé synoptique des données biologiques sur l'anguille *Anguilla anguilla* (Linnaeus) 1758	Juin 1973

LIBRARY
NATIONAL MARINE FISHERIES SERVICE
HONOLULU LABORATORY
P. O. BOX 3830
HONOLULU, HAWAII 96812

MI/A8523/F/8.73/1/500